

LA TRANSLOCATION COMME OUTIL DE CONSERVATION CHEZ LE MOUFLON
D'AMÉRIQUE (*OVIS CANADENSIS*)

par

Marc-Antoine Poirier

mémoire présenté au Département de biologie en vue
de l'obtention du grade de maître ès sciences (M.Sc.)

FACULTÉ DES SCIENCES
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, Janvier 2018

Le 17 janvier 2018

*le jury a accepté le mémoire de monsieur Marc-Antoine Poirier
dans sa version finale.*

Membres du jury

Professeur Marco Festa-Bianchet
Directeur de recherche
Département de biologie

Professeure Fanie Pelletier
Évaluatrice interne
Département de biologie

Professeur Dany Garant
Président-rapporteur
Département de biologie

SOMMAIRE

La perte d'habitat, les obstacles à la dispersion et les déclin de plusieurs populations animales soulignent le besoin de techniques d'intervention permettant le maintien et le rétablissement des populations en milieu naturel. Au cours du XXe siècle, la translocation, la libération intentionnelle d'animaux dans le but d'établir ou d'augmenter les effectifs d'une population, est devenue une technique importante dans la gestion des populations animales. Toutefois, les coûts qui y sont associés sont élevés et relativement peu d'études en ont examiné les conséquences comportementales, démographiques et génétiques en milieu naturel. Afin de mieux comprendre les déterminants du succès de cet outil et d'en améliorer les résultats, plusieurs experts ont souligné l'importance de réaliser des suivis post-translocations détaillés au niveau populationnel et individuel.

Mon projet visait à contribuer à la conservation et à la gestion du mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*) et d'espèces similaires par une meilleure compréhension des processus relatifs à la translocation en milieu naturel. Les objectifs spécifiques de mon projet étaient de : i) quantifier les processus d'acclimatation et d'intégration sociale de mouflons d'Amérique déplacés lors de translocations; et de ii) déterminer l'efficacité de la translocation à des fins de rétablissement génétique et démographique d'une population affectée par un problème de consanguinité.

Pour ce faire, j'ai utilisé les données du suivi à long terme de la population de mouflons d'Amérique de Ram Mountain, en Alberta. Cette population isolée a subi un déclin drastique à la fin du XXe siècle et a eu beaucoup de difficultés à récupérer par la suite. L'augmentation de la consanguinité dans la population et l'absence d'évidence suggérant un rétablissement sans intervention justifiaient l'utilisation de translocations. Ainsi, entre 2002 et 2015, 37 mouflons d'Amérique provenant d'une même population source ont été relocalisés à Ram Mountain.

Utilisant une approche intégrée à l'aide de données sociales, comportementales et morphologiques, j'ai quantifié de manière efficace comment les mouflons relocalisés s'intègrent socialement dans leur nouvelle population et s'acclimatent à leur nouvel environnement. Utilisant des données génétiques, démographiques et morphologiques, j'ai analysé le déclin et le rétablissement génétique dans une population suite à un important déclin démographique et à un programme de renforcement. De plus, j'ai testé l'hypothèse selon laquelle les croisements entre individus résidents et relocalisés auraient comme conséquence une augmentation de la valeur adaptative des agneaux dans une population touchée par un problème de consanguinité.

J'ai détecté une assimilation progressive des mouflons relocalisés dans la population locale grâce à une augmentation graduelle de la centralité à l'intérieur des réseaux sociaux et à une diminution de l'évitement des résidents. Les mouflons déplacés ont passé plus de temps en vigilance et ont augmenté leur vigilance lorsqu'ils formaient des groupes avec un plus grand nombre de résidents locaux. Les mouflons déplacés ont accumulé significativement moins de masse que les résidents pendant le premier été suivant leur translocation. Mes résultats suggèrent que les mouflons relocalisés ont besoin d'au moins un an pour s'habituer à leur nouvel environnement et s'intégrer socialement à la population locale. Mes résultats présentent une rare description des processus sociaux et des coûts physiologiques relatifs à la libération d'animaux ainsi qu'une des premières utilisations des réseaux sociaux pour décrire l'intégration sociale d'individus relocalisés lors d'un programme de renforcement de population en nature.

La chute drastique de la taille de la population à la fin du XXe siècle a entraîné une importante perte d'hétérozygotie et de diversité allélique sur deux générations. Après l'ajout de mouflons provenant d'une autre population, les agneaux descendants de mouflons relocalisés étaient significativement plus lourds au sevrage et avaient une survie plus élevée à l'âge d'un an par rapport aux agneaux non-hybrides. L'hétérozygotie et la diversité allélique à l'échelle de la

population ont significativement augmenté après deux générations grâce à l'ajout d'allèles provenant d'individus relocalisés. Mes résultats appuient une littérature croissante en faveur de la translocation en tant qu'outil de conservation en milieu naturel.

Dans l'ensemble, mon projet montre que le suivi post-translocation des individus relocalisés et des populations ciblées, autant au niveau comportemental que génétique, peut fournir des indices sur le succès ou l'échec des programmes de renforcement. L'utilisation d'une approche intégrée combinant différentes composantes de la translocation est une avenue prometteuse pour l'étude des translocations en milieu naturel.

Mots-clés : Translocation, Intégration sociale, Acclimatation, Rescousse génétique, Restauration génétique, *Ovis canadensis*, Conservation.

REMERCIEMENTS

D'abord, je voudrais remercier mon directeur, le Pr Marco Festa-Bianchet. Merci de m'avoir fait confiance et de m'avoir soutenu tout au long du projet. Merci de m'avoir partagé ta passion pour la recherche et tes connaissances des grands mammifères. J'ai énormément appris sous ta direction. Merci à mes conseillers, le Pr Dany Garant et la Pre Fanie Pelletier, merci d'avoir été disponibles lors de mes remises en question et d'avoir suggéré des améliorations au projet lorsqu'il le fallait. Merci à tous les membres du labo Festa-Bianchet pour votre disponibilité et votre générosité. Ce fut un plaisir de vous côtoyer. Je veux également remercier la communauté d'écologistes animales de l'université, principalement les membres des labos Pelletier, Garant et Bélisle qui ont rendu mon séjour à Sherbrooke des plus agréables. Un merci particulier à Louise, Allison, Gabriel, Limoilou et Nghia qui m'ont aidé avec les analyses statistiques, les remises en question et lors de discussions très éducatives. Merci à Limoilou, Nadine et Simon. Je n'oublierai pas de sitôt les beaux moments passés en votre compagnie à Ram Mountain. Thanks to Jon and Chiara for welcoming me in Alberta and for the precious logistic help. Thanks to Dave Coltman and his lab for the quality genetic data which enhanced this project. Merci à tous les étudiants, biologistes et techniciens qui ont fait de l'étude des mouflons à Ram Mountain le programme de recherche qu'il est aujourd'hui. Je me considère très chanceux d'avoir travaillé sur ce projet et je suis fier d'y avoir contribué. Merci à ma famille, également, pour un support inconditionnel tout au long de mes études. Finalement, un merci particulier à ma copine, Camille, qui m'a toujours encouragé dans mes projets.

Le programme de recherche de Ram Mountain est subventionné par le CRSNG, le *Alberta Conservation Association* et l'Université de Sherbrooke. Alberta Fish & Wildlife fournit également un support logistique indispensable au suivi à long terme de Ram Mountain. Ma maîtrise fut réalisée grâce au support financier du CRSNG (BESC M et programme FONCER *EnviroNord*), du MEES, du CSBQ, du CEN, d'Hydro-Québec et de l'Université de Sherbrooke.

TABLE DES MATIÈRES

SOMMAIRE	iv
REMERCIEMENTS	vii
TABLE DES MATIÈRES	viii
LISTE DES ABRÉVIATIONS	x
LISTE DES TABLEAUX	xi
LISTE DES FIGURES	xi
CHAPITRE 1	18
INTRODUCTION GÉNÉRALE	18
1.1 Contexte de l'étude et objectif général	18
1.2 Fondements théoriques	19
1.2.1 Translocation	19
1.2.2 Isolement et petite taille de population	20
1.2.3 Restauration et rescousse	24
1.2.4 Intégration et acclimatation	26
1.2.4.1 Réseaux sociaux	28
1.3 Objectifs spécifiques et importance du projet.....	29
1.4 Espèce et population à l'étude	31
1.4.1 Le mouflon d'Amérique	31
1.4.2 Organisation sociale et comportement	32
1.4.3 Traits d'histoire de vie.....	33
1.4.4 Historique en Amérique du Nord	35
1.4.5 La population de Ram Mountain	36
1.4.5.1 Goulot d'étranglement et dépression consanguine à Ram Mountain	38
1.4.6 La population de Cadomin	38
CHAPITRE 2	40
II INTÉGRATION SOCIALE ET ACCLIMATATION DE MOUFLONS D'AMÉRIQUE RELOCALISÉS.....	40
2.1 Introduction à l'article	40
2.2 Abstract	41
2.3 Introduction	42
2.4 Methods	44
2.4.1 Study area, translocations and general methodology	44
2.4.2 Social Networks	46
2.4.3 Intra-group Cohesion.....	47
2.4.4 Vigilance	48
2.4.5 Aggressive Interactions	49
2.4.6 Mass gain.....	49
2.5 Results	50
2.5.1 Translocations	50
2.5.2 Social Networks	51
2.5.3 Intra-group Cohesion.....	53

2.5.4 Vigilance	54
2.5.5 Aggressive Interactions	56
2.5.6 Mass Gain	57
2.6 Discussion	59
2.7 Acknowledgements	63
2.8 References	65
2.9 Annexe	72
Appendix A	72
CHAPITRE 3	79
DÉCLIN, RESTAURATION ET RESCOUSSE GÉNÉTIQUE D'UNE POPULATION ISOLÉE D'ONGULÉS.....	79
3.1 Introduction de l'article	79
3.2 Abstract	80
3.3 Introduction	81
3.4 Methods	84
3.4.1 Study population and translocations	84
3.4.3 Data collection and variables	87
3.4.4 Statistical analysis	87
3.5 Results	89
3.5.1 Genetic decline	89
3.5.2 Translocations	90
3.5.3 Genetic restoration	90
3.5.4 Genetic rescue	91
3.5.5 Population recovery.....	94
3.6 Discussion	96
3.7 Acknowledgements	100
3.8 References	101
3.9 Annexe	107
S1. Genetic rescue analysis	107
S2. Effect of the sex of the translocated parent on first generation hybrid lambs.....	117
CHAPITRE 4	121
DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION	121
4.1 Discussion générale	121
4.1.1. Retour sur le chapitre 2 : « Intégration sociale et acclimatation de mouflons d'Amérique relocalisés »	121
4.1.1.1 Retour sur les résultats	121
4.1.1.2 Discussion.....	122
4.1.1.3 Perspectives futures	123
4.1.2. Retour sur le chapitre 3 : « Déclin, restauration et rescousse génétique d'une population isolée d'ongulés »	125
4.1.2.1 Retour sur les résultats	125
4.1.2.2 Discussion.....	126
4.1.2.3 Perspectives futures	127
4.2 Conclusion	128
BIBLIOGRAPHIE.....	130

LISTE DES ABRÉVIATIONS

AICc	Critère d'information d'Akaike
CI	Intervalle de confiance
CV	Coefficient de variation
HWI	Half-Weight Index
ID	Identification individuelle
NBR	National Bison Range

LISTE DES TABLEAUX

Table 2.1 Mean age in years at translocation, sex and data collected for translocated and ‘control’ resident bighorn sheep to evaluate social integration and post-translocation acclimation at Ram Mountain, Alberta.	46
Table 2.2 Preferred (+) and avoided (–) associations between groups of sheep over four study periods according to permutation tests based on HWIs. Preferred or avoided associations were deemed significant when the mean association index differed from that expected from a random distribution ($P < 0.025$ in all cases). Sub-groups are translocated (Trans), resident ‘control’ (Control) and other residents (Other).	53
Table 2.3 Parameter estimates for the selected linear model of the determinants of summer mass gain for bighorn sheep ($n = 67$) in the two years following translocation events of 2007 and 2015 at Ram Mountain, Alberta. ‘Resident’, ‘Year1’, ‘Event1’ and ‘No Lamb’ are the reference levels for the Status, Year, Translocation Event and Reproductive Status (RS) variables, respectively.	58
Table A2.1 Coefficients of linear models comparing observed eigenvector centrality of translocated and resident bighorn sheep based on HWIs over four study periods. ‘Resident’ is the reference category. <i>P</i> values are the result of 10 000 data-stream permutations.	73
Table A2.2 Parameter estimates for fixed effects of the selected generalized linear mixed model of the determinants of intra-group cohesion indices for bighorn sheep based on 73 sampling events at Ram Mountain, Alberta, 2015-2016. ‘Resident’, ‘Period1’ and ‘No Lamb’ are the reference levels for Status, Period and Reproductive Status (RS) variables, respectively.	74
Table A2.3 Parameter estimates for fixed effects of the selected generalized linear mixed model of the determinants of the proportion of time spent vigilant by bighorn sheep based on 321 focal observations at Ram Mountain, Alberta, 2015-2016. ‘Resident’, ‘Period1’ and ‘No Lamb’ are the reference levels for Status, Period and Reproductive Status (RS) variables, respectively. Proportion of translocated sheep in the observed group (Prop. Trans.) is a percentage. Continuous variables are scaled.	75

Table A2.4 Parameter estimates for fixed effects of the selected generalized linear mixed model of the determinants of rate of vigilance events for bighorn sheep based on 321 focal observations at Ram Mountain, Alberta, 2015-2016. Group size, proportion of translocated sheep in the group and age were standardized. ‘Resident’ and ‘Period1’ are the reference levels for the Status and Period variables, respectively. ‘Resident’, ‘Period1’ and ‘No Lamb’ are the reference levels for Status, Period and Reproductive Status (RS) variables, respectively.	76
Table A2.5 Parameter estimates for the selected generalized linear model of the determinants of rate of received aggressive interactions for bighorn sheep (n = 70) at Ram Mountain, Alberta, 2015-2016. ‘Resident’, ‘Period1’ and ‘No Lamb’ are the reference levels for Status, Period and Reproductive Status (RS) variables, respectively.	78
Table 3.1 Sex, mean age at translocation and reproductive success (RS: number and sex of those that produced at least one lamb) of translocated sheep on Ram Mountain, Alberta, 2002-2007.	85
Table 3.2 Genetic properties at 26 polymorphic microsatellite loci in the Ram Mountain population of bighorn sheep before (1990) and after (2003) a major demographic decline, and before any translocated sheep reproduced.	89
Table 3.3 Genetic properties at 26 polymorphic microsatellite loci of pre-translocation (2003) Ram Mountain resident bighorn sheep and translocated individuals.	90
Table 3.4 Genetic properties at 26 polymorphic microsatellite loci of pre- (2003) and two generations post-translocation (2016) Ram Mountain resident bighorn sheep.	91
Table 3.5 Model-averaged estimates of hybridity status and its interaction with sex for four fitness-related traits of bighorn sheep lambs on Ram Mountain, Alberta, 2003-2016. The reference category for HYBRID is “non-hybrid”, so that negative estimates indicate a positive effect of outbreeding on traits. Predictors whose 95% confidence interval does not include zero are in bold. Sample sizes varied between models because of missing data.....	91
Table S1.1 Predictor variables used in models shown in tables A2-A5.	107

Table S1.2 Model selection summary for lamb birthdate ($n = 173$) at Ram Mountain, Alberta, Canada, 2003–2016. Number of estimated parameters (K), log-likelihood values ($\log L$), second-order Akaike's information criterion (AIC_c), difference in AIC_c from the best model in each set (ΔAIC_c), and Akaike weights (w_i). Best models ($\Delta AIC_c < 2$) are indicated in bold.	108
Table S1.3 Model selection summary for lamb mass in September ($n = 146$) at Ram Mountain, Alberta, Canada, 2003–2016. Number of estimated parameters (K), log-likelihood values ($\log L$), second-order Akaike's information criterion (AIC_c), difference in AIC_c from the best model in each set (ΔAIC_c), and Akaike weights (w_i). Best models ($\Delta AIC_c < 2$) are indicated in bold.	110
Table S1.4 Model selection summary for lamb summer mass gain ($n = 135$) at Ram Mountain, Alberta, Canada, 2003–2016. Number of estimated parameters (K), log-likelihood values ($\log L$), second-order Akaike's information criterion (AIC_c), difference in AIC_c from the best model in each set (ΔAIC_c), and Akaike weights (w_i). Best models ($\Delta AIC_c < 2$) are indicated in bold.	112
Table S1.5 Model selection summary for juvenile survival to 1 year ($n = 153$) at Ram Mountain, Alberta, Canada, 2003–2016. Number of estimated parameters (K), log-likelihood values ($\log L$), second-order Akaike's information criterion (AIC_c), difference in AIC_c from the best model in each set (ΔAIC_c), and Akaike weights (w_i). Best models ($\Delta AIC_c < 2$) are indicated in bold.	114
Table S1.6 Marginal and Conditional \hat{R} of the best models ($\Delta AIC_c < 2$) for tested fitness-related traits in bighorn lambs at Ram Mountain, Alberta, 2003–2016.	116
Table S2.1 Predictor variables used in models shown in tables S2.2–S2.5.	117
Table S2.2 Model selection summary for birthdate of hybrid lambs ($n = 46$) at Ram Mountain, Alberta, Canada, 2003–2016. Models are derived from models with $\Delta AIC_c < 2$ presented in table S1.2. Number of estimated parameters (K), log-likelihood values ($\log L$), second-order Akaike's information criterion (AIC_c), difference in AIC_c from the best model in each set (ΔAIC_c), and Akaike weights (w_i).	118

Table S2.3 Model selection summary for mass in September for hybrid lambs ($n = 38$) at Ram Mountain, Alberta, Canada, 2003–2016. Models are derived from models with $\Delta AIC_c < 2$ presented in table S1.3. Number of estimated parameters (K), log-likelihood values ($\log L$), second-order Akaike's information criterion (AIC_c), difference in AIC_c from the best model in each set (ΔAIC_c), and Akaike weights (w_i).	118
Table S2.4 Model selection summary for summer mass gain of hybrid lambs at Ram Mountain, Alberta, Canada, 2003–2016. Models are derived from models with $\Delta AIC_c < 2$ presented in table S1.4. Number of estimated parameters (K), log-likelihood values ($\log L$), second-order Akaike's information criterion (AIC_c), difference in AIC_c from the best model in each set (ΔAIC_c), and Akaike weights (w_i).	119
Table S2.5 Model selection summary for overwinter survival of hybrid lambs at Ram Mountain, Alberta, Canada, 2003–2016. Models are derived from models with $\Delta AIC_c < 2$ presented in table S1.5. Number of estimated parameters (K), log-likelihood values ($\log L$), second-order Akaike's information criterion (AIC_c), difference in AIC_c from the best model in each set (ΔAIC_c), and Akaike weights (w_i).	119
Table S2.6 Model-averaged estimates of the effect of sex of the translocated parent for four fitness-related traits of bighorn sheep first generation 'hybrid' lambs on Ram Mountain, Alberta, 2003-2016. Males were used as reference for sex of translocated parent. Models used had $\Delta AIC_c < 2$ in analyses presented in tables S1.2-S1.5. Sample sizes varied between models because of gaps in the data.	120

LISTE DES FIGURES

- Figure 1.1 a) Hétérozygotie attendue au temps t_1 sur l'hétérozygotie attendue au temps t_0 en fonction des générations dans une population isolée. L'hétérozygotie diminue avec les générations et l'effet est plus important dans les populations de petites tailles (N); b) Consanguinité en fonction des générations dans une population isolée. Comme pour l'hétérozygotie, la consanguinité augmente avec les générations et l'effet est plus rapide dans les populations de petites tailles (N). Modifié à partir de Frankham et al. (2002). 22
- Figure 1.2 Réseau social fictif pour les individus A à E. Les individus sont représentés par des nœuds et les traits entre les individus représentent leurs interactions. Les nœuds peuvent, par exemple, différer selon le sexe (forme) ou l'âge (couleur). La taille des traits est proportionnelle à la force des associations. Dans ce réseau, l'individu le plus central est B tandis que l'individu le plus périphérique est A. 29
- Figure 1.3 Distribution du mouflon d'Amérique de 1850 à 2012. Illustration tirée de Brewer et al. (2014). 36
- Figure 1.4 Nombre de mouflons dans la population de Ram Mountain entre 1975 et 2017. On constate le déclin important de la population entre 1992 et 2002. Les épisodes de translocations ont eu lieu en 2002-2007 et 2015. Un épisode de prédation par un cougar en 2012-2013 a mené à une autre baisse rapide de la population..... 37
- Figure 2.1 Social networks of bighorn sheep nursery groups on Ram Mountain in 2015 and 2016 based on half-weight indices (HWIs). Network nodes represent individuals and connecting edges denote social associations. Networks include translocated (yellow), resident 'control' (red) and other resident (grey) bighorn sheep. Networks for each of the four study periods, consisting of the two halves of the two field seasons after translocation, are represented. Females and young males are indicated by circles and squares, respectively. Edge thickness is proportional to association strength (HWI). Only HWIs $> (\text{mean HWI})/2$ are represented to ease visualizing networks. 52
- Figure 2.2 Intra-group cohesion index for each study period. Periods 1 and 2 are the two halves of the field season (late May to September) following translocation, Periods 3 and 4 are the two halves of the second field season. Means and their 95% CIs are given for translocated (open dots) and resident (filled dots) bighorn sheep. 54

Figure 2.3 Proportion of time spent vigilant by bighorn sheep on Ram Mountain, 2015 and 2016, over four study periods. Means and their 95% CIs are shown for translocated (open bars) and resident (filled bars) sheep. Significant differences are indicated by asterisks.	55
Figure 2.4 Proportion of time spent vigilant in relation to the proportion of translocated sheep in the group from May 30 to July 31 in the year of the translocation. Translocated (filled line) and resident (dotted line) sheep are represented with their 95% CIs (error bars).	56
Figure 2.5 Rate of received aggressive interactions (sum of received interactions/number of times the individual was seen) by bighorn sheep on Ram Mountain over four study periods. Means and their 95% CIs (error bars) are given for translocated (open bars) and resident (filled bars) sheep. Significant differences are indicated by asterisks.	57
Figure 2.6 Summer mass gain of translocated (open bars) and resident (filled bars) bighorn sheep for the year of translocation and the following year. Means and their 95% CIs (error bars) are represented. Significant differences are indicated by asterisks.	59
Figure A2.1 Comparison of the association indices CVs of observed networks (red lines) with the distribution of the association indices CVs of 10 000 permuted networks (black histograms). All four study periods are presented from left to right (P1 to P4).	72
Figure A2.2 Comparison of ‘residency status’ coefficients of linear model for observed networks (red lines) with the distribution of random coefficients of 10 000 permuted networks (black histograms). All four study periods are presented from left to right (P1 to P4).	73
Figure A2.3 Number of vigilance events during 5 minutes of activity by bighorn sheep on Ram Mountain, 2015 and 2016, over four study periods. Means and their 95% CIs are shown for translocated (open bars) and resident (filled bars) sheep. Significant differences are indicated by asterisks.....	77
Figure 3.1 Genetic and demographic changes in the Ram Mountain bighorn sheep population, Alberta, 1990-2016. (a) Population-wide expected heterozygosity and (b) mean number of alleles per locus for the “resident” cluster (solid line), the “full” cluster including translocated sheep (dotted line), and the “non-hybrid resident” cluster (dashed line). (c) Population size with the number of non-hybrid (light grey), hybrid (grey) and translocated (black) sheep. Vertical grey bars indicate the translocation period.	95

Figure 3.2 Fitness-related traits of hybrid (open bars) and non-hybrid (filled bars) bighorn lambs born on Ram Mountain, Alberta, 2003-2016. Error bars represent 95% CIs. (a) Mass in September (kg) for 146 lambs, (b) summer mass gain (kg) for 135 lambs and (c) survival to 1 year for 153 lambs. .. 97

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 Contexte de l'étude et objectif général

Une translocation de conservation consiste en la libération intentionnelle d'animaux dans une tentative d'établissement ou de renforcement d'une population sauvage (IUCN, 2013). Cet outil de conservation est utilisé auprès de plusieurs populations animales à travers le monde (Fischer et Lindenmayer, 2000). Toutefois, les coûts qui y sont associés peuvent s'avérer élevés (Fischer et Lindenmayer, 2000; Fritts et al., 1997) et relativement peu d'études en ont examinées conséquences en milieu naturel (Champagnon et al., 2012; Griffith et al., 1989). Malgré ses inconvénients, la translocation est une technique très importante dans la gestion du mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*). Au cours du dernier siècle seulement, plus de 20 000 mouflons d'Amérique ont été déplacés afin d'établir ou de repeupler des populations (Brewer et al., 2014). Plusieurs de ces translocations ont connu un succès limité ou un échec, car les animaux sont morts ou les populations ne se sont pas rétablies (Risenhoover et al., 1988; Singer et al., 2000). Afin de mieux comprendre les déterminants du succès de cet outil et d'en améliorer les résultats, plusieurs experts ont souligné l'importance de réaliser des suivis post-translocations détaillés au niveau populationnel et individuel (IUCN, 2013; Wolf et al., 1996).

La population de mouflons d'Amérique de Ram Mountain, en Alberta, est isolée et on y observe rarement l'arrivée d'immigrants. La population a subi une baisse drastique entre 1992 et 2002 et a eu beaucoup de difficulté à récupérer par la suite. Depuis 2002, 37 mouflons provenant d'une même population source ont été importés à Ram Mountain afin de maintenir une taille de population viable et pallier à un problème de consanguinité (Rioux-Paquette et al., 2010, 2011).

Ces translocations représentaient donc une rare opportunité d'étudier les conséquences de cet outil de conservation en milieu naturel. Mon projet de recherche visait à contribuer à la conservation et à la gestion du mouflon d'Amérique et d'espèces similaires par l'entremise d'une meilleure compréhension des processus de rétablissement démographique et génétique, ainsi que de faire un portrait détaillé des processus d'acclimatation et d'intégration des individus relocalisés lors de translocation.

Afin de bien situer mon étude dans son contexte théorique, l'introduction de ce mémoire dresse d'abord les fondements théoriques sur lesquels s'appuie ma recherche. J'y présente la translocation en tant qu'outil de conservation et de gestion de populations sauvages. Je traite particulièrement des conséquences génétiques et phénotypiques que peuvent avoir les translocations sur les populations touchées, mais également des conséquences comportementales de la relocalisation sur les individus déplacés lors de translocations. Je présente dans un contexte général les connaissances actuelles sur l'utilisation des translocations dans des populations naturelles et différentes méthodes utilisées pour en faire le suivi. Par la suite, je fais état des objectifs spécifiques de mon projet et, finalement, je décris mon modèle d'étude, le mouflon d'Amérique et la population suivie, Ram Mountain.

1.2 Fondements théoriques

1.2.1 Translocation

Une translocation (Boîte 1) est le déplacement par l'humain d'organismes vivants d'une région à une autre (IUCN, 1987; IUCN, 2013). Le renforcement (Boîte 1), un type de translocation, se définit comme le déplacement intentionnel et la libération d'un organisme dans une population

existante de la même espèce (IUCN, 2013). Cet outil de conservation est invoqué pour plusieurs populations animales et végétales à travers le monde (IUCN, 2013). Au cours des 30 dernières années, on constate une augmentation exponentielle du nombre de translocations animales pour renforcer des populations en déclin (Armstrong et Seddon, 2008; Seddon et al., 2007). La majorité des translocations ont lieu, toutefois, dans le but de renforcer ou d'introduire des populations chassées (Griffith et al., 1989). En Amérique du Nord seulement, le renforcement de populations représente 27% de toutes les translocations animales (Brichieri-Colombi et Moehrenschrager, 2016). Malgré leur utilisation croissante, cependant, les programmes de renforcement de grands mammifères ont parfois des taux de réussites faibles (p.ex. 41% des translocations de *Ovis canadensis* ont été considérés réussis en fonction d'une taille de population post-translocation ≥ 100 individus; Singer et al., 2000) et variables (23-87% ; Fischer et Lindenmayer, 2000; Griffith et al., 1989). Avec les ressources nécessaires et les coûts élevés associés aux translocations de grands mammifères (p.ex. \$6,700,000 US pour le projet de translocation de loups (*Canis lupus*) dans le parc national de Yellowstone; Bangs et Fritts, 1996), plusieurs experts ont souligné la nécessité d'effectuer de meilleurs suivis post-translocations afin d'identifier les déterminants d'une translocation réussie (IUCN, 2013). Le suivi post-translocation des individus déplacés et des populations ciblées, tant au niveau comportemental que génétique, a le potentiel de fournir des indices sur le succès ou l'échec des programmes de renforcement. Toutefois, encore à ce jour, relativement peu d'études ont été mené en milieu naturel, limitant ainsi les efforts des gestionnaires de la faune dans la protection et la conservation des populations isolées ou de taille préoccupante.

1.2.2 Isolement et petite taille de population

En génétiques des populations, la théorie prédit que les populations petites et isolées subiront une diminution de la diversité génétique et une augmentation de la consanguinité au fil du temps. La dérive génétique (Boîte 1), une fluctuation aléatoire des fréquences alléliques, conduit

à la perte d'allèles et par le fait même, à une diminution de la diversité génétique (Frankham et al., 2002). Ce phénomène est plus important dans les populations de petites tailles où la probabilité de perte d'allèles est plus élevée en raison du faible effectif (Figure 1.1a; Nei et al., 1975). Parallèlement, lorsque la taille d'une population est limitée, le nombre de reproductions entre individus apparentés augmente, produisant des individus identiques par descendance (Figure 1.1b). Ce phénomène, connu sous le terme de consanguinité (Boîte 1; Frankham et al., 2002), se reflète par une augmentation du nombre d'homozygotes et d'une diminution d'hétérozygotes dans la population (Figure 1.1a; Frankham et al., 2002). La consanguinité agit donc de concert avec la dérive génétique et participe à la réduction de la diversité génétique des populations, avec une force inversement proportionnelle à la taille de ces populations. En plus de l'isolement et du faible effectif, les goulots d'étranglement démographiques (Boîte 1), des baisses rapides et persistantes de la taille de la population, sont des causes importantes de consanguinité et de perte de variabilité génétique (Nei et al., 1975). Ils se traduisent généralement par une réduction rapide de la diversité allélique et d'une diminution, moins rapide, de l'hétérozygotie au niveau de la population (Allendorf, 1986; Leberg, 1992; Nei et al., 1975).

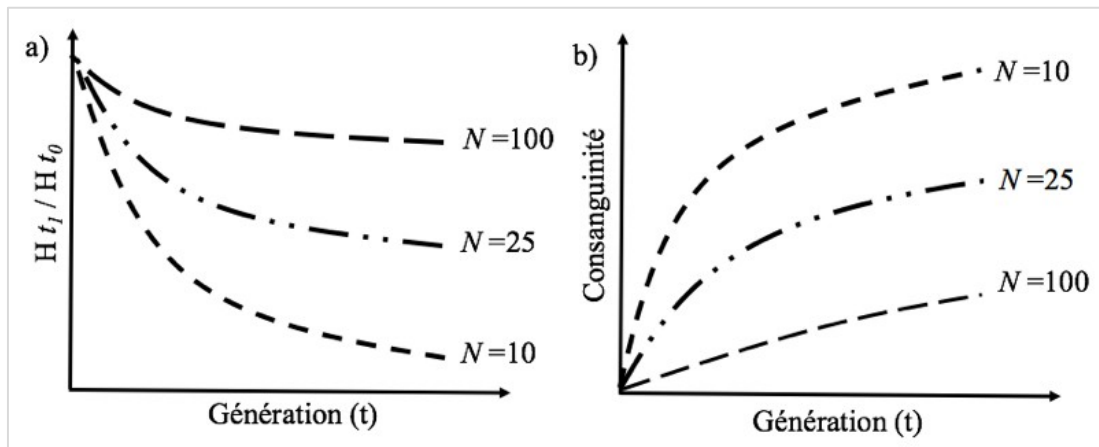


Figure 1.1 a) Hétérozygotie attendue au temps t_1 sur l'hétérozygotie attendue au temps t_0 en fonction des générations dans une population isolée. L'hétérozygotie diminue avec les générations et l'effet est plus important dans les populations de petites tailles (N); b) Consanguinité en fonction des générations dans une population isolée. Comme pour l'hétérozygotie, la consanguinité augmente avec les générations et l'effet est plus rapide dans les populations de petites tailles (N). Modifié à partir de Frankham et al. (2002).

La perte de diversité génétique et la consanguinité réduisent la valeur adaptative des individus (Charpentier et al., 2005; Da Silva et al., 2009; Grueber et al., 2008; mais voir Chapman et al., 2009). La dépression consanguine (Boîte 1), une valeur adaptative réduite de la progéniture née d'accouplements entre individus apparentés, est omniprésente dans les populations de petite taille et a été documentée chez de nombreuses espèces (Charlesworth et Willis, 2009; Crnokrak et Roff, 1999; Keller et Waller, 2002). En l'absence d'un flux de gènes adéquat, les petites populations touchées par la dépression consanguine présentent un risque accru d'extinction (Saccheri et al., 1998). Pour de nombreuses populations, cependant, l'isolement naturel ou artificiel empêche le flux de gènes et réduit ainsi leur probabilité de persistance (Broquet et al., 2010; Pavlova et al., 2017). De plus, les petites populations avec une faible quantité de variance génétique sont moins propices à s'adapter aux changements environnementaux en raison d'un potentiel évolutif limité (Vander Wal et al., 2012), augmentant encore le risque d'extinction.

Étant donné la perte généralisée d'habitat, les obstacles à la dispersion et les déclin de plusieurs populations animales, en particulier chez les grands mammifères (Schipper et al., 2008), un besoin croissant de techniques d'intervention en gestion et en conservation se dessine afin de permettre le mouvement de gènes entre populations dans le but d'assurer leur viabilité.

Boîte 1. Liste des termes spécifiques au mémoire et leur définition.

Translocation/Translocation : le déplacement par l'humain d'organismes vivants d'une région à une autre (IUCN, 2013).

Renforcement/Reinforcement : le déplacement intentionnel et la libération d'un organisme dans une population existante de la même espèce (IUCN, 2013).

Dérive génétique/Genetic drift : la perte de variation génétique due à un échantillonnage aléatoire des allèles d'une génération à l'autre (Shafer et al., 2015).

Consanguinité/Inbreeding : reproduction entre individus apparentés produisant des individus identiques par descendance (Shafer et al., 2015).

Dépression consanguine/Inbreeding depression : valeur adaptative réduite de la progéniture née d'accouplements entre individus apparentés (Tallmon et al., 2004).

Goulot d'étranglement/Bottleneck : une réduction sévère de la taille de la population (Frankham et al., 2002).

Restauration génétique/Genetic restoration : une augmentation de la variation génétique de la population en raison de l'immigration de nouveaux allèles (Whiteley et al., 2015)

Rescousse génétique/Genetic rescue : une augmentation de la valeur adaptative de la population en raison de l'immigration de nouveaux allèles (Tallmon et al., 2004).

Boîte 1. Liste des termes spécifiques au mémoire et leur définition (suite).

Vigueur hybride/Hybrid vigor : valeur adaptative accrue de la progéniture née d'accouplements entre individus génétiquement divergents (Whiteley et al., 2015).

Évolution adaptative/Adaptive evolution : une augmentation de la valeur adaptative de la population par une sélection naturelle sur la variation génétique (Whiteley et al., 2015).

Dépression hybride/Outbreeding depression : valeur adaptative réduite de la progéniture née d'accouplements entre individus génétiquement divergents (Tallmon et al., 2004).

Acclimatation/Acclimation : habitude ou « adaptation » à un nouvel environnement (Clapp et al., 2014).

Intégration sociale/Social integration : transition ou « intégration » dans la structure sociale de la population résidente (Pinter-Wollman et al., 2009b).

Centralité/Centrality : une mesure de l'importance structurelle d'un individu dans un groupe basée sur sa position dans le réseau (Wey et al., 2008).

1.2.3 Restauration et rescousse

Une solution potentielle pour maintenir ou restaurer la variation génétique des populations en déclin consiste à utiliser la translocation afin de créer un flux de gènes artificiel dans les populations touchées. La translocation vise généralement deux objectifs génétiques distincts, mais pas mutuellement exclusifs. D'une part, la restauration génétique (Boîte 1) se produit lorsque la diversité génétique est augmentée par l'ajout de nouveaux allèles via des changements dans les fréquences alléliques (Whiteley et al., 2015). D'autre part, la rescousse génétique (Boîte 1) survient lorsque la valeur adaptative de la population, déduite d'un taux démographique vital ou d'un trait phénotypique, est augmentée en raison de l'ajout de nouveaux allèles (Tallmon et al., 2004). La rescousse génétique est généralement expliquée par deux processus. La vigueur hybride (Boîte 1) survient lorsque la valeur adaptative des descendants hybrides nés d'accouplements entre résidents et immigrants est augmentée par rapport à la population locale.

L'évolution adaptative (Boîte 1) se traduit par un changement vers un phénotype optimal par le biais d'une sélection agissant sur des génotypes recombinants ou nouvellement introduits. De ce fait, l'atténuation de la dépression consanguine n'est pas nécessairement le mécanisme définissant la rescousse génétique dans une population (Whiteley et al., 2015). Jusqu'à récemment, la restauration et la rescousse génétique se sont principalement fait par l'ajout d'individus à variabilité génétique élevée (Hedrick et Fredrickson, 2010; Weeks et al., 2011). Il est toutefois également possible de croiser deux populations fortement affectées par la dépression consanguine afin de contrecarrer les effets néfastes de la consanguinité en nature (Heber et al., 2013).

Cependant, le croisement d'individus consanguins avec des migrants issues de translocations n'est pas nécessairement bénéfique, particulièrement en présence d'adaptations locales (Waller, 2015). La dépression hybride (Boîte 1), une valeur adaptative réduite de la progéniture née d'accouplements entre des individus génétiquement divergents, a été observée dans des populations sauvages et pourrait rendre les translocations contreproductives (Edmands, 2007). Ce risque de dépression hybride augmente avec la divergence génétique, habituellement corrélée à la distance géographique, entre les populations croisées (Edmands, 1999; Frankham et al., 2011). En plus des conséquences associées à la dépression hybride, le remplacement des gènes locaux par ceux des migrants constitue un autre risque génétique important lié aux translocation puisqu'il peut entraîner la perte d'adaptations locales (Hedrick et Fredrickson, 2010). En plus des risques génétiques, la propagation potentielle de maladies infectieuses et la transmission de parasites comptent parmi les principales préoccupations des biologistes de la conservation et des gestionnaires de la faune (Cunningham, 1996; Daszak, 2000). Enfin, s'ajoute aux risques mentionnés ci-dessus la possibilité d'un échec du programme de translocation, si les individus relocalisés ont une reproduction faible ou nulle. Les coûts logistiques et financiers associés aux translocations (Fritts et al., 1997) et les faibles taux de réussites des programmes de renforcement grands mammifères (p.ex. 41%; Singer et al., 2000) soulignent ainsi l'importance de mieux comprendre les processus relatifs à la translocation.

1.2.4 Intégration et acclimatation

Une manière efficace d'augmenter nos connaissances sur l'efficacité des translocations consiste à faire un suivi détaillé des individus relocalisés (IUCN, 2013). Très peu d'études, cependant, ont examiné en détail les processus sous-jacents à l'acclimatation (Boîte 1) à de nouveaux environnements et l'intégration sociale (Boîte 1) au sein de nouvelles populations. La relocalisation peut modifier le comportement puisque les animaux sont stressés par la capture, la manipulation, le transport et la nouveauté associée à un nouvel environnement et à ses résidents (Dickens et al., 2010; Letty et al., 2007). Dans certains cas, l'acclimatation à un nouvel environnement et les interactions avec les résidents sont considérés comme les plus importantes contraintes rencontrées par les individus relocalisés (Letty et al., 2007; Linklater et al., 2011). La quantification du comportement et de la croissance post-libération peut donc nous informer sur les causes du succès ou de l'échec des programmes de translocation (Snijders et al., 2017; Tarszisz et al., 2014). Cela peut être particulièrement utile dans le cas de translocations d'espèces longévives qui nécessitent généralement une longue période de temps avant la reproduction après leur relocalisation (Pinter-Wollman et al., 2009a). Pourtant, peu de programmes de renforcement ont étudié le comportement ou la croissance des individus relocalisés (Champagnon et al., 2012), de sorte que des aspects potentiellement critiques du processus de translocation restent inconnus. Par exemple, chez les mammifères grégaires, il a été suggéré que la socialité peut déterminer le succès de la translocation (Gusset et al., 2006; Shier et Swaisgood, 2012; Snijders et al., 2017). Les animaux mieux intégrés socialement dans leur nouvelle population pourraient potentiellement mieux évaluer la qualité de l'habitat et le risque de prédation (Aplin et al., 2012; Griffin, 2004). Plus précisément, l'information acquise par le biais des associations sociales (Bonnie et Earley, 2007; Danchin, 2004) pourrait faciliter l'acclimatation au nouvel environnement. Les résidents, cependant, peuvent également représenter un risque pour les individus relocalisés par l'entremise de compétition pour les ressources ou de comportements d'agression (Linklater et al., 2011; Sjoasen, 1997). Similairement aux données comportementales, les mesures physiologiques et morphologiques

post-libérations des individus déplacées sont rarement utilisées pour évaluer les translocations (Tarszisz et al., 2014). Cependant, ces mesures peuvent fournir des explications mécanistes sur la façon dont les animaux réagissent à un nouvel environnement (Wikelski et Cooke, 2006). Chez les grands mammifères, par exemple, la masse corporelle et les changements de masse prédisent la survie et la reproduction individuelle, qui sont fortement liées à la dynamique de la population (Gaillard et al., 2000). Par conséquent, les données comportementales et morphologiques peuvent fournir des indicateurs appropriés pour le succès des programmes de renforcement en nature et potentiellement aider à améliorer les translocations futures.

Le suivi détaillé des individus relocalisés est, cependant, très demandant et peu de programmes de renforcement ont les ressources nécessaires. En pratique, la majorité des suivis se font à l'aide de données géographiques qui servent à l'estimation de la distance de dispersion, des mouvements et de l'utilisation spatiale des individus relocalisés (Bennett et al., 2012; Clapp et al., 2014). Ces informations, quoi qu'utiles, ne parviennent pas à capturer complètement l'acclimatation temporelle et l'intégration des individus déplacés, principalement lors de programme de renforcement. L'acclimatation, ici définie comme « habitude » à un nouvel environnement (Clapp et al., 2014), peut difficilement être estimée seulement par le biais d'informations géographiques. Récemment, des suivis plus intégrés ont permis d'évaluer les processus sous-jacents la suite de la translocation à l'aide de mesures physiologiques, morphologiques ou comportementales (Pinter-Wollman et al., 2009a; Shier et Swaisgood, 2012). Toutefois, l'intégration sociale dans la population résidente des individus relocalisé a reçu, à ma connaissance, très peu d'attention dans la littérature scientifique (Pinter-Wollman et al., 2009b). Ce processus a cependant le potentiel d'être critique pour le succès de translocations d'espèces grégaires (Snijders et al., 2017).

1.2.4.1 Réseaux sociaux

L'étude de la socialité peut permettre d'évaluer l'intégration sociale des individus relocalisés. La méthode des réseaux sociaux (Figure 1.2), plus spécifiquement, offre un cadre particulièrement intéressant dans le contexte des translocations. Cette méthode basée sur les individus (nœuds) et leurs interactions (liens) a l'avantage de déterminer le degré de socialité de chaque individu au sein d'un groupe ou d'une population (Wey et al., 2008). De plus, elle permet de décrire le patron et la force des associations pour chaque dyade à l'intérieur de la population (Farine et Whitehead, 2015). Aussi, la fréquence des interactions, les caractéristiques individuelles et la force des affiliations peuvent être incorporés aux réseaux afin qu'ils soient le plus représentatifs de la réalité, créant ainsi un outil fort prometteur pour l'étude de la socialité chez les animaux (Krause et al., 2007; Wey et al., 2008).

La centralité (Boîte 1), une mesure dérivée des réseaux sociaux, peut permettre de déterminer la socialité des individus dans la population basée sur leur position à l'intérieur du réseau. Cette mesure permet de comparer différents groupes ou individus, en se basant par exemple sur le sexe et/ou la classe d'âge, au niveau de la socialité (Farine et Whitehead, 2015; Vander Wal et al., 2016). Chez le mouflon, par exemple, cette méthode a permis de démontrer que la socialité des femelles, dérivée de leur centralité, est liée à leur succès reproducteur et à leur survie à l'âge adulte (Vander Wal et al., 2015). À ma connaissance, toutefois, la méthode des réseaux sociaux a rarement servi à décrire le processus d'intégration sociale d'individus relocalisés lors d'un programme de renforcement.

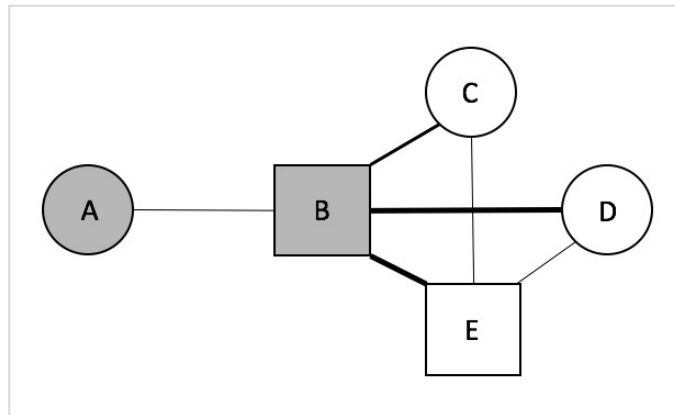


Figure 1.2 Réseau social fictif pour les individus A à E. Les individus sont représentés par des nœuds et les traits entre les individus représentent leurs interactions. Les nœuds peuvent, par exemple, différer selon le sexe (forme) ou l'âge (couleur). La taille des traits est proportionnelle à la force des associations. Dans ce réseau, l'individu le plus central est B tandis que l'individu le plus périphérique est A.

1.3 Objectifs spécifiques et importance du projet

Mon projet visait à contribuer à la conservation et à la gestion du mouflon d'Amérique et d'espèces similaires par l'entremise d'une meilleure compréhension des processus relatifs à l'utilisation de la translocation en milieu naturel. Pour ce faire, j'ai utilisé une approche intégrative à l'aide de données génétiques, morphologiques et comportementales. Les objectifs spécifiques de mon projet étaient de : i) quantifier les processus d'acclimatation et d'intégration sociale de mouflons d'Amérique déplacés lors de translocation; et de ii) déterminer l'efficacité de la translocation à des fins de restauration et de rescousse génétique d'une population affectée par une dépression consanguine.

Mon projet s'est effectué dans le cadre du programme de recherche de Ram Mountain qui assure le suivi de la croissance, de la survie et de la reproduction des individus d'une population de mouflons d'Amérique. Les mouflons de Ram Mountain sont individuellement marqués depuis 1972 et sont capturés 2-5 fois par années. Des observations comportementales quotidiennes permettent également un suivi détaillé de la population. J'avais donc à ma disposition des données morphologiques, génétiques et comportementales précises pour atteindre mes objectifs de recherche. En 1992-2002, la population a subi une baisse drastique et a eu beaucoup de difficulté à récupérer par la suite. Depuis 2002, 37 mouflons provenant de la population source de Cadomin ont été importés à Ram Mountain afin de maintenir une taille de population viable et de pallier à un problème de consanguinité. Ces translocations représentaient donc une opportunité unique d'étudier les conséquences de cet outil de conservation dans un milieu naturel. Afin de quantifier l'acclimatation à leur nouvel environnement et l'intégration sociale des mouflons déplacés à Ram Mountain, j'ai utilisé différents protocoles d'observations comportementales. Plus précisément, je me suis intéressé aux variations temporelles dans la composition des groupes, les interactions agonistiques, les budgets d'activité et la socialité afin de dresser un portrait précis de l'acclimatation et de l'intégration des mouflons relocalisés. Dans le but de tester l'efficacité de la translocation comme outil de restauration et de rescousse génétique, j'ai utilisé les données génotypiques recueillies pour chaque individu résident depuis 1990. Ces données m'ont permis de quantifier la perte et le rétablissement de la diversité génétique dans la population suite au déclin et aux translocations, respectivement. De plus, à l'aide d'un pedigree détaillé, j'ai pu déterminer l'effet des croisements entre résidents et individus relocalisés sur la valeur adaptative des juvéniles de la population.

Bien que les translocations de grands mammifères soient utilisées depuis plus d'un siècle, on en connaît relativement peu sur les processus biologiques qu'elles génèrent. Encore à ce jour, peu d'études ont traité des conséquences génétiques des translocations (Whiteley et al., 2015) et rares sont les études portant sur l'intégration sociale et l'acclimatation d'animaux relocalisés (Pinter-Wollman et al., 2009a). Mon projet de recherche appliquée permet donc des avancées

pratiques quant à la gestion et à la conservation des grands mammifères. Il a le potentiel de contribuer à la gestion de populations de mouflons d'Amérique et d'espèces similaires, et devrait permettre aux gestionnaires de la faune de faire des choix plus éclairés. En plus d'être appliqué, mon projet teste des prédictions de la génétique de la conservation utilisant des données empiriques de qualité. Il contribue ainsi à l'avancement des connaissances fondamentales sur l'importance de la variabilité génétique pour la dynamique des populations.

1.4 Espèce et population à l'étude

1.4.1 Le mouflon d'Amérique

Le mouflon d'Amérique est un bovidé de taille moyenne, distribué à la fois dans les habitats alpins et les montagnes désertiques de l'Amérique du Nord. Il s'étend largement dans l'ouest du Canada et des États-Unis, et dans le nord du Mexique. Au Canada, l'espèce est distribuée dans les Rocheuses en Alberta et en Colombie-Britannique. Les mouflons d'Amérique sont sexuellement dimorphes et présentent un système d'accouplement polygyne. Les mâles adultes ont une masse de 80-140 kg alors que les femelles adultes se situent autour de 50-90 kg. Les mâles sont munis de grosses cornes, un caractère sexuel secondaire utile au combat lors du rut. Ces cornes font également du bédard un choix prisé par les chasseurs de trophées (Festa-Bianchet et Lee, 2009). Les données présentées ci-dessous proviennent principalement de la population à l'étude.

1.4.2 Organisation sociale et comportement

Le système social du mouflon d'Amérique semble avoir été façonné par des stratégies d'alimentation et d'évitement des prédateurs qui s'appuient sur des traditions locales (Festa-Bianchet, 1991). La parenté, quant à elle, semble jouer un rôle limité dans la structure sociale (Festa-Bianchet, 1991). En dehors du rut, les femelles, les agneaux et les jeunes mâles forment des groupes de type « nursery » alors que les mâles matures forment des groupes de type « bachelier » (Ruckstuhl, 1998). Les mâles âgés de 2 ou 3 ans se retrouvent dans les deux types de groupes (Festa-Bianchet, 1991). La ségrégation des sexes pourrait s'expliquer par des différences importantes au niveau des comportements d'alimentation (Ruckstuhl, 1998). La structure sociale des femelles n'est pas aléatoire car on observe des tendances d'associations entre les même individus d'une année à l'autre (Vander Wal et al., 2016). L'âge et le statut reproducteur des femelles semblent, toutefois, avoir un effet faible, voire nul, sur leur centralité (Vander Wal et al., 2016). La centralité est corrélée à la survie et à la production d'agneaux des femelles adultes, mais n'a seulement qu'un faible effet sur la survie des mâles adultes (Vander Wal et al., 2015). La centralité varie d'un individu à l'autre, mais reste relativement constante dans le temps (Vander Wal et al., 2015).

Comme pour plusieurs mammifères grégaires, la vigilance diminue avec l'augmentation de la taille du groupe chez le mouflon d'Amérique (Rieucou et Martin, 2008). L'effet de taille du groupe sur l'effort de vigilance est généralement expliqué par deux processus. D'une part, une probabilité accrue de détecter un prédateur dans les grands groupes (« *many-eyes hypothesis* »; Lima, 1995; Lima et Dill, 1990). D'autre part, la dilution du risque avec l'augmentation de la taille du groupe (Pulliam, 1973). Dans la population à l'étude, les femelles allaitantes se basent uniquement sur la détection des prédateurs pour déterminer leur taux de vigilance (Rieucou et Martin, 2008). En revanche, les femelles non-allaitantes bénéficient des effets combinés de la détection et de la dilution lorsque la taille du groupe est grande, et ajustent leur effort de

vigilance en fonction de la proportion de femelle en lactation dans leur groupe (Rieucan et Martin, 2008). En moyenne, les mâles adultes ont un taux de vigilance plus faible que les femelles adultes (Ruckstuhl et al., 2003). De plus, il existe un compromis entre l'alimentation et la vigilance, car la vigilance diminue avec l'augmentation du taux d'alimentation (Ruckstuhl et al., 2003).

Le rang social des mouflons, une hiérarchie linéaire, est déterminé par les interactions agressives entre individus (Hogg et Forbes, 1997; Pelletier et Festa-Bianchet, 2006). Le résultat des interactions agressives chez les femelles est directement lié à l'âge; les femelles plus âgées gagnant la majorité des interactions (Festa-Bianchet, 1991). Le rang de dominance des femelles, toutefois, n'est pas corrélé à leur succès reproducteur ni à leur centralité (Favre et al., 2008; Vander Wal et al., 2016). Du côté des mâles, les interactions agressives déterminent le rang social, ce qui, à son tour, prédit leur succès reproducteur (Hogg et Forbes, 1997; Pelletier et Festa-Bianchet, 2006).

1.4.3 Traits d'histoire de vie

La plupart des agneaux naissent à l'intérieur d'une période de deux semaines, de la fin mai au début juin (Feder et al., 2008). La lactation dure approximativement 120-150 jours (Festa-Bianchet, 1988). Les agneaux quadruplent leur poids au cours de l'été passant en moyenne de 6-8 kg au début juin à 26-28 kg à la mi-septembre. Les agneaux restent fortement associés à leur mère durant tout l'été. Le sevrage a généralement lieu en octobre (Festa-Bianchet, 1988). La survie à un an est très variable d'une année à l'autre, mais est estimée à 50% en moyenne. La survie des agneaux est fortement liée à la date de naissance et à la masse au sevrage (Feder et al., 2008; Festa-Bianchet et al., 1997).

Les femelles peuvent être sexuellement matures à 18 mois (Festa-Bianchet et al., 1995). Toutefois, pendant la période de récolte des données utilisées dans ce mémoire, les femelles de notre site d'étude se sont reproduit pour la première fois à 3-4 ans en moyenne. L'âge de la primiparité est influencé par la densité à la naissance et la masse à un an, en plus des effets génétiques additifs et maternels (Martin et Festa-Bianchet, 2012). Le rut commence à la fin-novembre. La gestation dure environ 175 jours et les femelles donnent naissance à un jeune par année. La plupart des femelles sexuellement matures se reproduisent à chaque année. L'accumulation de réserves énergétiques permet aux femelles de pallier aux coûts de la reproduction (Festa-Bianchet, 1998), mais les comportements d'alimentation peuvent compenser partiellement les exigences énergétiques élevées de la lactation (Blanchard, 2005). Lorsque la taille de la population augmente, les femelles diminuent leurs efforts de reproduction, entraînant une survie hivernale plus faible des agneaux (Festa-Bianchet et Jorgenson, 1998). Parallèlement, lorsque les ressources sont limitées, les femelles favorisent leur maintien au dépit de leur agneau (Martin et Festa-Bianchet, 2010). Le succès reproducteur des mâles, quant à lui, est fortement lié à leur rang social qui est associé à leur masse et à leur âge (Pelletier et Festa-Bianchet, 2006). On estime que le 10-15% des mâles les plus dominants peut s'approprier 50-60% des reproductions au cours d'une année (Coltman et al., 2002; Hogg et Forbes, 1997). La qualité du mâle, estimé à partir de son succès reproducteur, aurait également un effet important sur l'investissement de la femelle dans sa progéniture (Douhard et al., 2016).

La sénescence de masse débute vers 11 ans chez les femelles et est considérée comme un important déterminant du déclin en survie et en reproduction observée en fin de vie (Nussey et al., 2011). La sénescence reproductive des femelles commence à l'âge de 13 ans (Festa-Bianchet et King, 2007), en fonction de la diminution de la production d'agneaux, tandis que celle des mâles se présente plus rapidement, en fonction de leur capacité à défendre des femelles durant le rut (Pelletier et Festa-Bianchet, 2006). La sénescence de survie, quant à elle, commence à 8

ans dans les deux sexes, mais est plus prononcée chez les mâles (Jorgenson et al., 1997). Peu de femelles vivent au-delà de 15 ans alors que les mâles survivent rarement au-delà de 12 ans.

1.4.4 Historique en Amérique du Nord

Les mouflons d'Amérique ont subi d'importants déclin depuis la colonisation des européens en Amérique du Nord (Toweill et Geist, 1999) et ne se trouvent que dans une fraction de l'habitat qu'ils occupaient au XIXe siècle (Figure 1.3). La perte d'habitat et les maladies exotiques (Cassirer et Sinclair, 2007; Manlove et al., 2014) ont mené plusieurs populations sauvages à l'isolement ce qui, comme mentionné plus haut, peut nuire à leur persistance (section 1.2.1). Au cours du dernier siècle seulement, plus de 20 000 mouflons ont été déplacés à des fins d'établissement ou de renforcement de populations sauvages (Brewer et al., 2014). Ces translocations ont principalement été réalisées pour les agences de gestion de la faune et les associations de chasseurs, car la chasse au mouflon est une activité socio-économique importante (Festa-Bianchet et Lee, 2009). Toutefois, seulement 41% de ces translocations ont été considérées réussies (Singer et al., 2000).

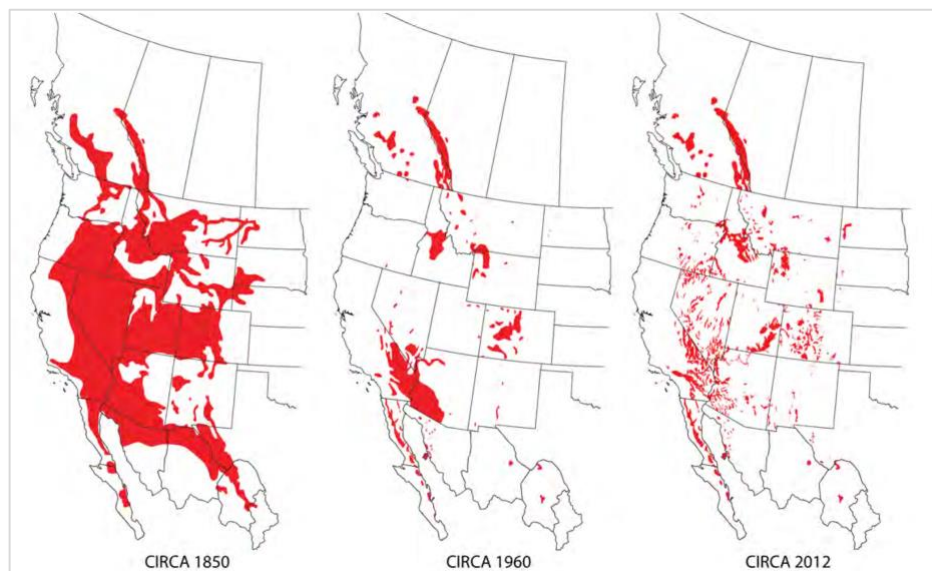


Figure 1.3 Distribution du mouflon d'Amérique de 1850 à 2012. Illustration tirée de Brewer et al. (2014).

1.4.5 La population de Ram Mountain

La population de mouflons d'Amérique à l'étude est suivie depuis plus de 45 ans et constitue l'un des rares projets de recherche à long terme sur une population sauvage de grands mammifères. Ram Mountain, Alberta (52 ° N, 115 ° W, élévation 1080 à 2170 m), est un affleurement montagneux situé 30 km à l'est des Rocheuses canadiennes. Les prairies alpines et subalpines caractérisent la zone, et les mouflons utilisent environ 38 km² de cet habitat. Le suivi de la population a débuté en 1972 et se poursuit chaque année de la fin mai à la fin septembre. Les mouflons sont capturés dans un piège de type Corral appâté avec du sel. Tous les individus sont marqués d'identifiants uniques; les femelles sont identifiées avec des colliers colorés tandis que les mâles sont identifiés avec des étiquettes auriculaires avec combinaison de couleur et de nombre. Les agneaux sont marqués d'une bande d'oreille métallique attachée à une bande de plastique. La plupart des agneaux sont marqués pendant leur premier été et plus de 98% de la

population est marquée, permettant ainsi de connaître la taille exacte et la structure d'âge à chaque année. Lors de leur première capture, les individus sont « marqués » et « sexés ». Lors de chaque capture les mouflons sont pesés et mesurés. Des échantillons biologiques sont récoltés à des fins d'analyses physiologiques et génétiques. La majorité des individus sont capturés de 2 à 5 fois par année ce qui permet d'estimer précisément les traits phénotypiques individuels. Un suivi comportemental est réalisé quotidiennement de la fin mai à la fin septembre, et ce pour des durées allant de 2 à 8 heures. Ces observations comportementales permettent de déterminer, entre autres, l'organisation sociale et les comportements d'alimentation des mouflons de la population.

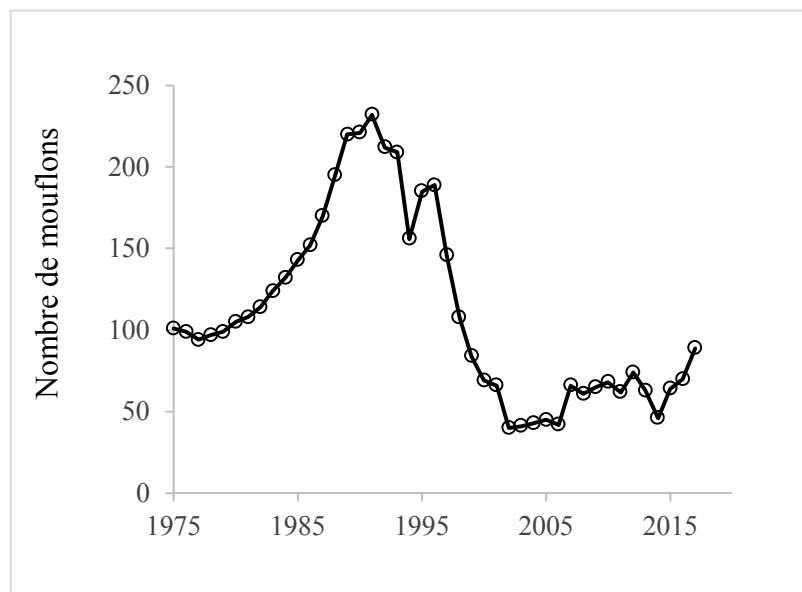


Figure 1.4 Nombre de mouflons dans la population de Ram Mountain entre 1975 et 2017. On constate le déclin important de la population entre 1992 et 2002. Les épisodes de translocations ont eu lieu en 2002-2007 et 2015. Un épisode de prédation par un cougar en 2012-2013 a mené à une autre baisse rapide de la population.

1.4.5.1 Goulot d'étranglement et dépression consanguine à Ram Mountain

La population de mouflons d'Amérique de Ram Mountain est isolée géographiquement et l'immigration y est rare. La population a subi un important goulot d'étranglement démographique; une baisse de 83% de la taille de la population entre 1992 et 2002 (Figure 1.4). Ce déclin fut causé par une densité élevée (densité-dépendance négative; Festa-Bianchet et al., 2003) suivi d'épisodes de prédation intenses par les couguars (*Puma concolor*; Festa-Bianchet et al., 2006). La population a eu de la difficulté à se rétablir malgré une importante baisse de la chasse au trophée en 1996 (Pigeon et al., 2016) et la cessation de la prédation en 2002 (Festa-Bianchet et al., 2006), et a stagné à 40-45 individus pendant cinq ans. Rioux-Paquette et al. (2011) ont trouvé une forte évidence de dépression consanguine chez les agnelles à Ram Mountain; les femelles consanguines souffrant d'une diminution de 40% de leur survie hivernale. Ils n'ont trouvé aucune évidence de dépression consanguine chez les agneaux mâles et ont suggéré que les effets différentiels de la consanguinité au niveau du sexe pourraient être un patron général chez les mammifères sexuellement dimorphes en raison d'un biais au niveau des soins maternels ou des différences sexuelles dans les stratégies de développement juvéniles (Rioux-Paquette et al., 2011). Malgré la dépression consanguine, Rioux-Paquette et al. (2010) n'ont trouvé aucune évidence en faveur de l'évitement de la reproduction entre individus apparentés, suggérant un accroissement inévitable de la consanguinité dans la population sans immigration. En 2002-2007, la taille de la population faible et stagnante justifiait la translocation de mouflons d'une autre population à Ram Mountain.

1.4.6 La population de Cadomin

Afin de rétablir la population au niveau génétique et démographique, 37 mouflons ont été déplacés de la population source de Cadomin, en Alberta (53 ° N, 117 ° W) à Ram Mountain

entre 2002 et 2007. La population de Cadomin se situe à 130 km au nord-ouest de Ram Mountain et sa taille est estimée à plus de 500 mouflons. Cadomin a servi de population source pour plus de 20 translocations depuis 1989, relocalisant ainsi 420 mouflons (J. Jorgenson, communication personnelle). Ces translocations ont eu comme destinations plusieurs populations à travers l'Amérique du Nord, recouvrant la majeure partie de l'aire de répartition de l'espèce, allant du Nouveau-Mexique à la Colombie-Britannique. La diversité génétique de Cadomin se situe dans les valeurs attendues pour les populations de mouflons d'Amérique de latitudes similaires (D. Coltman, communication personnelle).

CHAPITRE 2

IIINTÉGRATION SOCIALE ET ACCLIMATATION DE MOUFLONS D'AMÉRIQUE RELOCALISÉS

2.1 Introduction à l'article

L'objectif de cet article était de quantifier les processus d'acclimatation et d'intégration sociale de mouflons d'Amérique déplacés lors de translocations à Ram Mountain. Pour ce faire, j'ai analysé la socialité, le comportement et la croissance des individus relocalisés. J'avais à ma disposition des données comportementales suivant la translocation de 2015 ainsi que des données de masse suivant les translocations de 2007 et 2015. Utilisant des résidents du même groupe d'âge et de sexe comme base de comparaison, j'ai pu quantifier précisément comment les mouflons relocalisés s'intègrent dans la population locale et s'acclimatent à leur nouveau milieu dans les deux années suivant leur translocation. Mes résultats présentent une rare description de processus relatifs à la libération de grands mammifères ainsi qu'une des premières utilisations des réseaux sociaux pour décrire l'intégration sociale d'individus relocalisés lors d'un programme de renforcement de population en nature.

J'ai récolté la majorité des données comportementales lors des saisons 2015-2016 en plus de développer certains protocoles d'observation. J'ai fait les analyses et rédigé l'article. Le Pr Marco Festa-Bianchet m'a encadré tout au long du projet en tant que directeur de ma recherche. Le manuscrit a été soumis au journal *Biological Conservation* le 17 juillet 2017 et fut accepté pour publication le 24 novembre 2017. Référence complète :

Poirier, M. A., & Festa-Bianchet, M. (2018). Social integration and acclimation of translocated bighorn sheep (*Ovis canadensis*). *Biological Conservation*, 218, 1-9.

SOCIAL INTEGRATION AND ACCLIMATION OF TRANSLOCATED BIGHORN SHEEP (*OVIS CANADENSIS*)

Par

Marc-Antoine Poirier et Marco Festa-Bianchet

2.2 Abstract

Translocation of animals to reinforce small populations is a widespread technique in conservation biology. Recent reviews of translocation science underline the need to monitor translocated individuals. We sought to quantify social integration within the resident population and acclimation to a new environment of translocated bighorn sheep (*Ovis canadensis*) in a wild population of Alberta, Canada. We used precise metrics to evaluate post-release sociality, behavior and growth of translocated individuals. We observed a gradual assimilation of relocated sheep in the local population through increased social network centrality and decreased avoidance of residents. Translocated sheep spent more time vigilant and increased vigilance when forming groups with local residents. The initial social integration of translocated individuals involved high rates of received aggression. Translocated sheep gained 19% less mass than residents during the first summer following translocation. Females did not give birth until the third year following translocation. Our results suggest that translocated sheep required one year to acclimate to their new environment and socially integrate into the local population. This study provides empirical quantification of both social integration and temporal acclimation processes for population reinforcement programs of large mammals. It increases our understanding of post-release processes and will assist in evaluating future conservation actions.

Key words: Translocation, *Ovis canadensis*, Social networks, Vigilance, Aggressive interactions, Mass gain

2.3 Introduction

Translocation of animals to reinforce populations of conservation concern is a widespread technique in conservation biology and wildlife management. Over the last 30 years, there has been an increase in the number of animal translocations to reinforce declining populations (Seddon and Armstrong, 2016; Seddon et al., 2007). In North America, population reinforcement accounts for 27% of all animal translocations (Brichieri-Colombi and Moehrenschrager, 2016). Despite their popularity, reinforcement programs have had low and variable success rates in the past (Fischer and Lindenmayer, 2000; Griffith et al., 1989). Application of conservation science and better management, however, increased success rates over the last two decades (Seddon and Armstrong, 2016). Recent reviews of translocation programs underlined the role of post-release monitoring of individuals in obtaining vital information on post-translocation processes (Armstrong et al., 2017; IUCN, 2013; Seddon and Armstrong, 2016). Indeed, post-release effects, including short-term increases in mortality, can strongly influence translocation success (Armstrong and Reynolds, 2012). Relocation can alter behavior as animals are stressed by capture, handling, transportation, and the novelty of both the new environment and its resident conspecifics (Dickens et al., 2010; Letty et al., 2007). In some cases, acclimation to new environments and interactions with resident conspecifics are considered the most important of these stresses (Letty et al., 2003, 2007; Linklater et al., 2011). Few studies, however, have examined the processes underlying acclimation to new environments and integration within local populations.

Increasing evidence suggests that post-release behavior and growth of relocated individuals can determine translocation success (Snijders et al., 2017; Tarszisz et al., 2014). Quantification of behavior and growth can be particularly useful to understand the causes of variable success in translocation of long-lived species, that may require a long period of time to reproduce after translocation (Pinter-Wollman et al. 2009a). Yet, few reinforcement programs monitor the

behavior or growth of translocated individuals (Champagnon et al., 2012), so that potentially critical aspects of the translocation process remain unknown. For example, in gregarious mammals, sociality can strongly affect translocation success (Gusset et al., 2006; Shier and Swaisgood, 2012; Snijders et al., 2017). After they are released in a novel environment, animals that are more socially integrated within the resident population may better evaluate habitat quality and predation risk (Aplin et al., 2012; Griffin, 2004). Information acquired through social associations (Bonnie and Earley, 2007; Danchin et al., 2004) might consequently facilitate settlement and acclimation to the new environment (Pinter-Wollman et al. 2009b). Resident conspecifics, however, can also represent a risk for translocated individuals through aggression or competition for resources (Linklater et al., 2011; Sjoasen, 1997). Similarly to behavioral data, post-release physiological and morphological measures of relocated individuals are seldom used to assess translocations (Tarszisz et al., 2014). However, these measures can supply mechanistic explanations for how animals respond to a novel environment (Tarszisz et al., 2014; Wikelski and Cooke, 2006). In large mammals, body mass and changes in mass predict individual survival and reproduction, which are strongly linked to population dynamics (Gaillard et al., 2000). Therefore, behavioral and morphological data can provide suitable indicators for translocation success, further our understanding of post-release processes and ultimately help improve future translocations.

Bighorn sheep (*Ovis canadensis*) suffered major declines in North America following European settlement (Toweill and Geist, 1999). In the past century, over 20 000 bighorn sheep have been translocated to establish or reinforce wild populations (Brewer et al., 2014), yet only 41% of translocations were considered successful based on post-translocation population size ≥ 100 individuals (Singer et al., 2000), a number leading to likely population persistence in bighorn sheep (Berger, 1990). In this species, sociality, behavior and body growth have important fitness implications (Festa-Bianchet et al., 1997; Pelletier and Festa-Bianchet, 2006; Vander Wal et al., 2015). Therefore, post-release monitoring of behavior and growth may provide insight on

individual fitness of translocated sheep, which in turn may help explain the success or failure of reinforcement programs.

We evaluated the social integration and acclimation of young bighorn sheep translocated into a wild population that stagnated at low numbers following a demographic bottleneck and inbreeding (Rioux-Paquette et al., 2011). Based on beneficial fitness effects of sociality in bighorn sheep (Vander Wal et al., 2015) and of habitat familiarity in other large mammals (Berger-Tal and Saltz, 2014; Frair et al., 2007), we expected that translocated sheep would integrate within the social system of resident sheep and acclimate to their new environment following translocation. Furthermore, due to the multiple stresses associated with relocation (Dickens et al., 2010; Letty et al., 2007), we predicted that social integration and acclimation would be gradual, with large initial effects fading over time. We were thus interested in assessing temporal differences in behavior and to document how and when translocated sheep would associate with residents. In addition, we sought to assess the possible somatic costs of relocation by comparing body mass and mass changes of translocated and resident sheep. Using local residents as a baseline for comparison, we present various evaluation methods of post-release behavior and growth to enhance the assessment of large mammal translocations.

2.4 Methods

2.4.1 Study area, translocations and general methodology

Ram Mountain, Alberta (52° N, 115° W, elevation 1080 to 2170 m), lies approximately 30 km east of the Canadian Rockies. Since 1971, individually marked bighorn sheep have been monitored and captured 2-6 times per year (Jorgenson et al., 1997). A density-dependent decline

(Festa-Bianchet et al., 2003) followed by intense cougar (*Puma concolor*) predation (Festa-Bianchet et al., 2006) led to an 83% decrease in population size in 1992-2002. The population then stagnated at 40-60 sheep for six years (Rioux-Paquette et al., 2011). To reinforce the population, translocations were carried out in 2007 and 2015 (Table 1). Twelve yearlings were translocated during the first event. In 2012-2013, high cougar predation led to another sharp decline and a second translocation of nine young sheep was undertaken in 2015. Relocated sheep were captured at Cadomin, Alberta (53° N, 117° W), 130 km northwest of Ram Mountain, then moved by truck and helicopter to Ram Mountain in late winter. Translocated individuals were marked with ear tags and visual collars. All bighorn sheep on Ram Mountain were individually identifiable. The second translocation was used to evaluate sociality, behavior and body mass of relocated individuals. Body mass measures were also available for the first translocation.

Social and behavioral metrics were evaluated through observations collected from late May to late September in 2015 and 2016, when sheep were observed for approximately 4 hours/day. We divided each field season in two (before and after 31 July), thus providing periods of similar sample sizes to examine detailed temporal changes in sociality and behavior. To quantify social integration and acclimation, we compared behavior of the nine translocated sheep with a ‘control group’ of nine residents (Table 1). The ‘control group’ included all resident sheep of the same age and sex as relocated individuals at the time of the translocation. All analyses included as covariates the study period (1–4, corresponding to the first and second half of the May-September field seasons of 2015 and 2016), sheep residency status (translocated vs. ‘control’ resident) and the interaction between these variables, to test for social integration and acclimation of translocated sheep. All statistical analyses were performed in R v. 3.3.1 (R Development Core Team, 2015) and models were fitted using the *lme4* package (Bates et al., 2015). Model selection followed a backward stepwise procedure to remove nonsignificant ($p \geq 0.05$) fixed effects (Crawley, 2012).

Table 2.1 Mean age in years at translocation, sex and data collected for translocated and ‘control’ resident bighorn sheep to evaluate social integration and post-translocation acclimation at Ram Mountain, Alberta.

Translocation	Origin	Residency Status	n	Age	Sex	Data collected
2007	Cadomin	Translocated	12	1	5 F, 7 M	Morphological
	Ram Mountain	Resident	8	1	4 F, 4M	
2015	Cadomin	Translocated	9	1.7	8 F, 1 M	Social
	Ram Mountain	Resident	9	1.9	8 F, 1 M	Behavioral Morphological

2.4.2 Social Networks

Bighorn sheep generally segregate into either nursery groups of females, lambs and yearling males or groups of males aged 4 years and older. Males aged 2 or 3 years occur in both types of group (Ruckstuhl, 1998). Since all translocated sheep were aged 1-3 years in 2015, we only considered observations of nursery groups. We used social networks, describing associations among members of nursery groups (Vander Wal et al., 2016; Wey et al., 2008), to assess the temporal variation in sociality and possible patterns of non-random associations of translocated and resident sheep. Network analyses excluded lambs, which associate closely with their mothers until weaning. Sheep seen fewer than 8 times during a study period (1.3% of sheep observed in nursery groups) were excluded from network analyses of that period. For each dyad throughout each study period, we calculated a half-weight index (HWI; Cairns & Schwager 1987). We constructed networks weighted by the HWI using the *asnipe* package (Farine, 2013). Hypothesis testing was carried out by comparing observed social networks to random social networks generated from 10 000 data-stream permutations which sequentially swap associations between pairs of individuals observed in the same location at the same time (Farine, 2013; Farine and Whitehead, 2015). We then estimated the significance of our tests by

comparing the observed statistic to the distribution of the same test statistic generated using permutations. Use of permutations controlled for structure and non-independence in the data (Croft et al., 2011). For each period, we compared the coefficient of variation (CV) of the association indices (HWIs) of observed networks to the CVs of randomized network HWIs to test if the observed networks contained more preferred/avoided relationships than expected at random (Farine and Whitehead, 2015). Nursery group individuals were divided in three sub-groups composed of translocated, ‘control’ resident and ‘other’ (i.e. older) resident sheep. We then tested for presence of specific non-random associations by individually comparing mean HWI between sub-groups in both observed and randomized networks. Additionally, we calculated eigenvector centrality, a proxy for sociality, of all individuals in each observed and random network using the *iGraph* package (Csárdi and Nepusz, 2006). Eigenvector centrality refers to an individual’s eigenvalue in the first eigenvector of the matrix of association indices. This network metric is relatively unaffected by sampling bias (Costenbader and Valente, 2003). It is a measure of how central an individual is to the network, either by being strongly linked to many others or by being directly linked to highly central individuals (Brent, 2015; Ramos-Fernández et al., 2009). In our study population, eigenvector centrality is correlated with other network metrics and with individual fitness (Vander Wal et al., 2015). To test for differences in eigenvector centrality between translocated and ‘control’ resident sheep, we fitted a linear model (LM) with residency status as a fixed effect for each study period (Farine and Whitehead, 2015). Comparison of model coefficients of observed and random networks then allowed to estimate the significance of residency status on eigenvector centrality.

2.4.3 Intra-group Cohesion

In addition to social networks, which are derived from observations of group composition, we included an “intra-group cohesion index” to better quantify within-group social interactions. We thus observed foraging groups of 4 individuals. Depending on group size, every 3-5

minutes we scanned the entire group from left to right recording the nearest neighbour of each individual. The nearest neighbour was the sheep whose shoulders were closest to the shoulders of the focal sheep (Sibbald et al., 2005). We stopped observations if more than one-third of the group was lying down or when the group left its initial location. We calculated a cohesion index for each sheep in the group by dividing the number of times it was recorded as a nearest neighbour by the total number of times it was observed for each sampling event. This index estimated the tendency of sheep *i* to stay close to *any* other sheep in the group. If the distribution of sheep in a group is random, all sheep are expected to have the same cohesion index. Sheep that tend to avoid other sheep will obtain a lower index score, while the opposite will be true for sheep that tend to stay near other sheep. We included group size, age, sex, and reproductive status in a linear mixed model (LMM) with sheep ID and group ID as random factors.

2.4.4 Vigilance

To measure vigilance behavior, we recorded sheep activity during 10-minute focal observations in 2015 and 2016. We considered three behavioral states: foraging, vigilance and 'other', which included traveling, resting and social interactions. Sheep were considered vigilant when they raised their head above shoulder height (Rieucan and Martin, 2008; Ruckstuhl et al., 2003). If the focal individual lay down or was out of sight for more than 60 seconds, the observation ended. For each observation, time spent out of sight was excluded from analysis. To calculate the proportion of time spent vigilant, we divided time spent vigilant by the sum of time foraging or vigilant. The rate of vigilance events was calculated by dividing the number of events by the time the sheep was active. For each focal observation, we noted group size and composition, including the proportion of translocated sheep, time, and location. The latter was a categorical variable of 22 distinct areas of the mountain frequently used by sheep. The proportion of translocated sheep in the group was examined to test if individuals were more vigilant when associating with unfamiliar conspecifics. We fitted generalized linear mixed models (GLMM)

with a binomial distribution and logit link function for both proportion of time spent vigilant and rate of vigilance events. Sheep ID and group location were included as random variables to control for repeated measures and unaccounted structure. Continuous explanatory variables were centered and divided by two standard deviations to allow model convergence and facilitate the interpretation of model coefficients (Gelman, 2008; Schielzeth, 2010a).

2.4.5 Aggressive Interactions

Aggressive interactions were recorded ad libitum in 2015 and 2016. Four types of interactions were noted: front kick, mount, butt and noncontact displacements (Pelletier et al., 2004). When an encounter between two individuals included repetition of the same aggressive behavior, we recorded a maximum of one interaction every 10 minutes. We calculated the rate of received interactions for all individuals in each period by dividing the sum of received interactions by the number of times the individual was seen. We only considered received interactions since translocated sheep were young and rarely initiated interactions (Festa-Bianchet, 1991). To compare translocated and 'control' resident sheep, we fitted a generalized linear model (GLM) controlling for age, sex and reproductive status.

2.4.6 Mass gain

Translocated and 'control' resident sheep were captured 4-11 times (mean = 7.84, SD = 1.88) in the two years following translocation. Individual mass was adjusted to June 5 and September 15 using a mixed model based on individual recaptures (Martin and Pelletier, 2011). Mass gain was the difference in mass between early June and mid-September. This analysis also included 10 yearlings translocated to Ram Mountain from Cadomin in 2007 and the 8 resident yearlings

present in 2007. We first compared mass of translocated and resident sheep in early June following translocation to determine any differences in mass prior to summer mass gain. Using a linear model (LM), we compared summer mass gain of translocated and resident sheep of the same age-sex classes for both translocations events (2007 and 2015) and for two years following translocation. Sex and June mass were included in the model. We controlled for year and translocation event as fixed factors because there were only 2 levels for each (Bolker et al., 2009).

2.5 Results

2.5.1 Translocations

In 2007, there were 42 resident sheep. Of twelve yearlings translocated, only five survived at least two years and settled on Ram Mountain. The two females that stayed first gave birth at age 4, in the fourth year following translocation.

In 2015, there were 43 resident sheep, in addition to one ram and two ewes translocated in 2007. The nine translocated sheep represented an increase of 19.6% in population size, and all survived to 2017. One 3-year-old ewe was pregnant during translocation. She gave birth but her lamb died overwinter. None of the translocated sheep reproduced until 2017, when six of eight females, aged 3-5 years, gave birth, in the third year following translocation.

2.5.2 Social Networks

In 2015-2016, we recorded 3735 sightings, including 747, 918 and 2070 of translocated (Trans), ‘control’ resident (Control) and ‘other’ resident (Other) sheep, respectively. All translocated females were seen associating with residents at least once in each study period (Fig. 2.1). However, after the second period, the young male, by then aged 2, only associated with adult males (Fig. 2.1). Comparison of observed and randomized network CVs indicated that sheep associated non-randomly in all periods (Fig. A2.1). In the first period, translocated sheep preferentially associated with each other and avoided residents (Table 2.2). This pattern then gradually faded, so that there was no avoidance of resident sheep by Period 3 and no preference for other translocated sheep by Period 4 (Table 2.2). Mean eigenvector centrality of translocated sheep was lower than that of residents during the first study period, but not significantly different in subsequent periods (Table A2.1; Fig. A2.2).

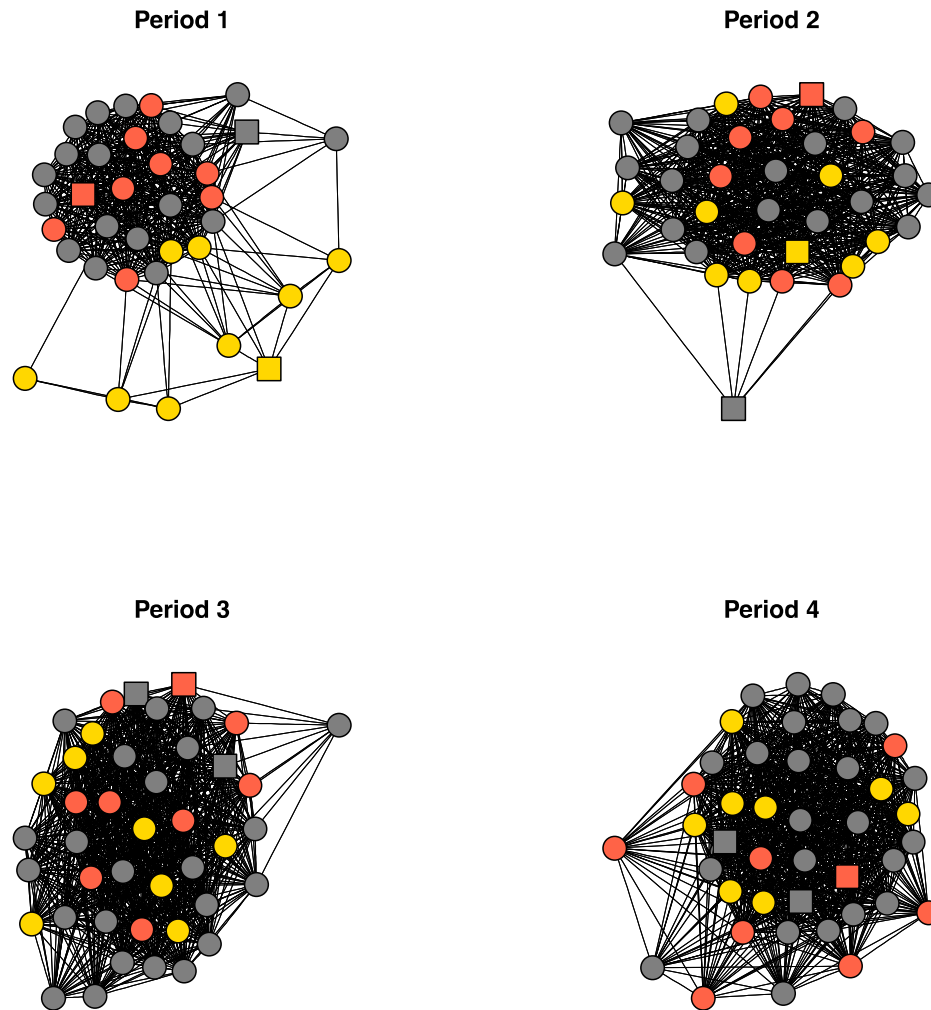


Figure 2.1 Social networks of bighorn sheep nursery groups on Ram Mountain in 2015 and 2016 based on half-weight indices (HWIs). Network nodes represent individuals and connecting edges denote social associations. Networks include translocated (yellow), resident ‘control’ (red) and other resident (grey) bighorn sheep. Networks for each of the four study periods, consisting of the two halves of the two field seasons after translocation, are represented. Females and young males are indicated by circles and squares, respectively. Edge thickness is proportional to association strength (HWI). Only HWIs $> (\text{mean HWI})/2$ are represented to ease visualizing networks.

Table 2.2 Preferred (+) and avoided (–) associations between groups of sheep over four study periods according to permutation tests based on HWIs. Preferred or avoided associations were deemed significant when the mean association index differed from that expected from a random distribution ($P < 0.025$ in all cases). Sub-groups are translocated (Trans), resident ‘control’ (Control) and other residents (Other).

Period	Dates	Trans – Trans	Trans – Control	Trans – Other	Control – Control	Others – Other	Control – Other
1	May 30 - July 31, 2015	+	–	–	+	+	n.s.
2	Aug 1 - Sept 22, 2015	+	–	n.s.	+	+	n.s.
3	May 30 - July 31, 2016	+	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	+
4	Aug 1 - Sept 24, 2016	n.s.	n.s.	+	n.s.	n.s.	n.s.

2.5.3 Intra-group Cohesion

In 2015-2016, we recorded a cohesion index during 73 sampling events, which lasted on average 17:42 minutes ($\pm 6:52$ SD). Mean and median number of scans for each event were 4.6 (SD = 1.56) and 5, respectively. Compared to residents, translocated sheep tended to avoid other sheep during the second period (Table A2.2; Fig. 2.2). However, we observed the inverse trend in Periods 3 and 4, when translocated sheep tended to stay closer to other sheep within a group (Table A2.2; Fig. 2.2).

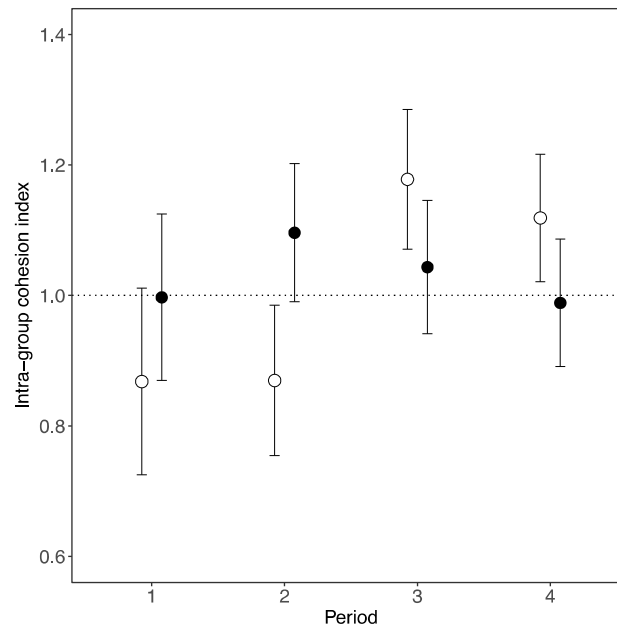


Figure 2.2 Intra-group cohesion index for each study period. Periods 1 and 2 are the two halves of the field season (late May to September) following translocation, Periods 3 and 4 are the two halves of the second field season. Means and their 95% CIs are given for translocated (open dots) and resident (filled dots) bighorn sheep.

2.5.4 Vigilance

A total of 44.5 hours of observations were carried out during 321 focal observations of the 18 translocated and ‘control’ sheep. Mean and median duration of focal observations were 8:18 (2:13 SD) and 10:00 minutes, respectively. Translocated sheep were more vigilant than residents in the first two periods, but this difference faded over time (Table A2.3; Fig. 2.3). In the first period only, translocated sheep increased vigilance when associated with more resident sheep (Table A2.3; Fig. 2.4). Resident sheep increased vigilance in groups with translocated sheep. (Table A2.3; Fig. 2.4). The selected model also included group size and time of the day (Table A2.3). Translocated sheep were vigilant more often than resident sheep in the first two periods (Table A2.4, Fig. A2.3).

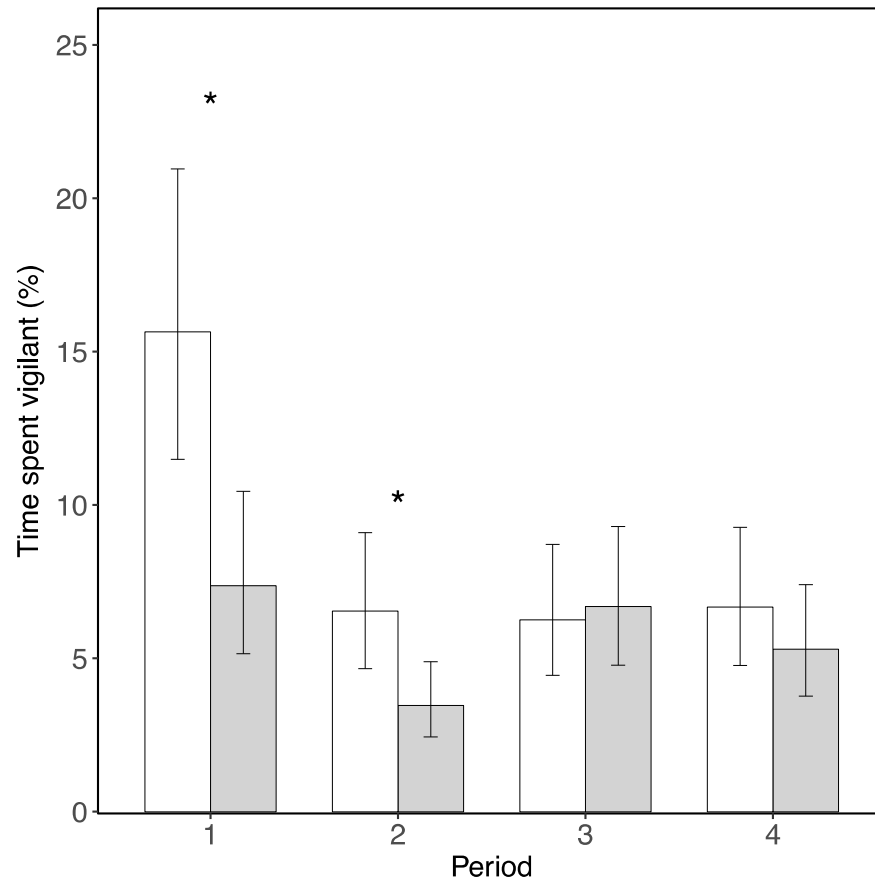


Figure 2.3 Proportion of time spent vigilant by bighorn sheep on Ram Mountain, 2015 and 2016, over four study periods. Means and their 95% CIs are shown for translocated (open bars) and resident (filled bars) sheep. Significant differences are indicated by asterisks.

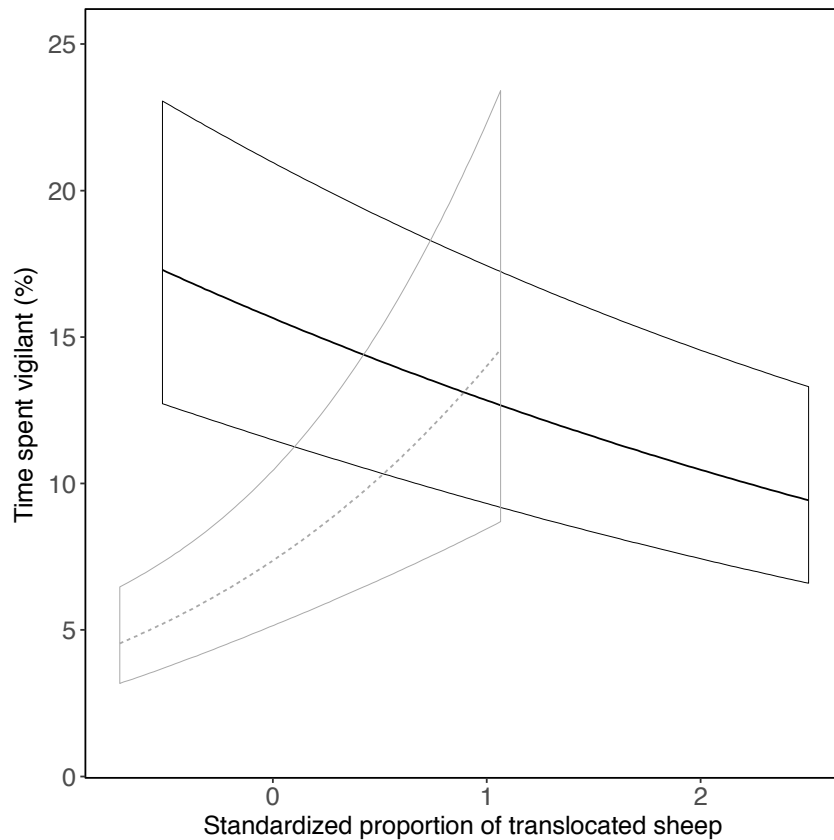


Figure 2.4 Proportion of time spent vigilant in relation to the proportion of translocated sheep in the group from May 30 to July 31 in the year of the translocation. Translocated (filled line) and resident (dotted line) sheep are represented with their 95% CIs (error bars).

2.5.5 Aggressive Interactions

In 2015-2016, the 18 translocated and ‘control’ sheep were seen 1665 times (mean = 92.2, SD = 15.8) and received 220 aggressive interactions (mean = 12.2, SD = 8.5). On average, translocated sheep received more aggressive interactions than resident sheep in Periods 2 and 3 (Table A2.5; Fig. 2.5). In these periods, translocated sheep also appeared to receive more aggression from translocated conspecifics (15.5%) than did ‘control’ residents (4.6%). Younger sheep received more aggressive interactions, regardless of their residency status (Table A2.5).

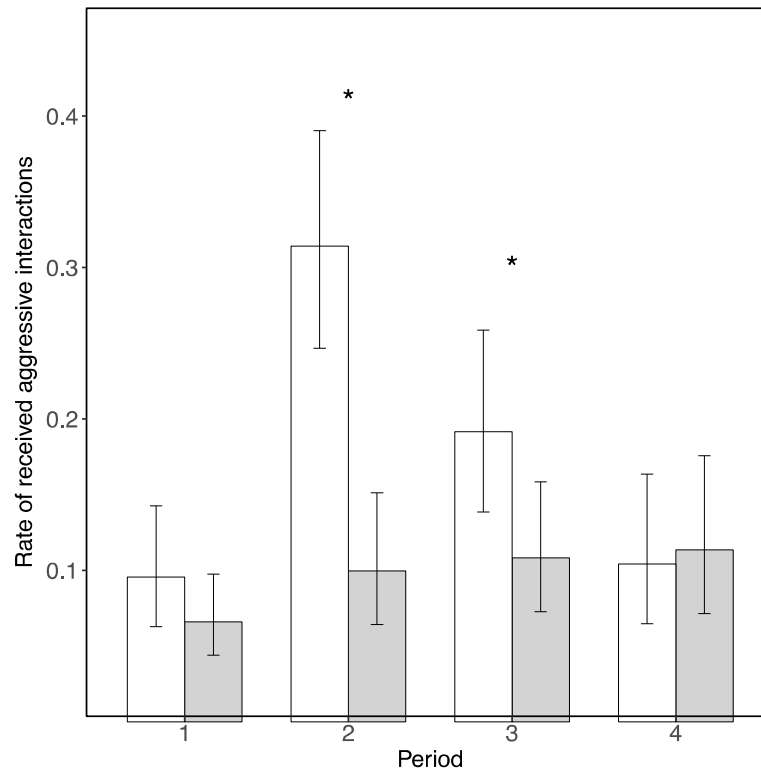


Figure 2.5 Rate of received aggressive interactions (sum of received interactions/number of times the individual was seen) by bighorn sheep on Ram Mountain over four study periods. Means and their 95% CIs (error bars) are given for translocated (open bars) and resident (filled bars) sheep. Significant differences are indicated by asterisks.

2.5.6 Mass Gain

Combining the 2007 and 2015 translocation events, we measured 67 summer mass gain values for 36 bighorn sheep, including 19 translocated and 17 resident sheep. For yearlings ($n = 36$), mass adjusted to June 5 in the year of translocation did not differ between translocated (mean = 35.0 Kg, SD = 7.3) and resident (mean = 36.7 Kg, SD = 9.2) sheep ($t_{15.777} = 0.90$, p -value = 0.38). Mean summer mass gain of translocated yearlings was 19.4% less than that of resident sheep (Table 2.3; Fig. 2.6), but no difference was observed in the following year (Table 2.3;

Fig. 2.6). Mass gain was higher in 2007 than 2015 for both translocated and resident sheep. Mass in June did not predict mass gain for either translocated or resident sheep. For the 2007 translocation, survival of translocated sheep was correlated with mass gain, since sheep that disappeared gained 13.7% less mass than those that remained on Ram Mountain (disappeared: mean = 12.9 Kg, SD = 3.9; established: mean = 15.0 Kg, SD = 2.8).

Table 2.3 Parameter estimates for the selected linear model of the determinants of summer mass gain for bighorn sheep (n = 67) in the two years following translocation events of 2007 and 2015 at Ram Mountain, Alberta. ‘Resident’, ‘Year1’, ‘Event1’ and ‘No Lamb’ are the reference levels for the Status, Year, Translocation Event and Reproductive Status (RS) variables, respectively.

Full model				
Status x Year + Status x Event + June Mass + Age + Sex + RS				
Final model	Estimates	SE	T-Value	P-Value
Intercept	16.021	2.539	6.309	< 0.001
Status	-3.969	1.056	3.759	< 0.001
Year	12.553	4.090	3.069	0.003
Translocation Event	-2.343	0.902	2.597	0.012
June Mass	0.112	0.073	1.521	0.134
Status: Year	-4.170	1.611	2.589	0.012
June Mass: Year	-0.329	0.093	3.545	< 0.001

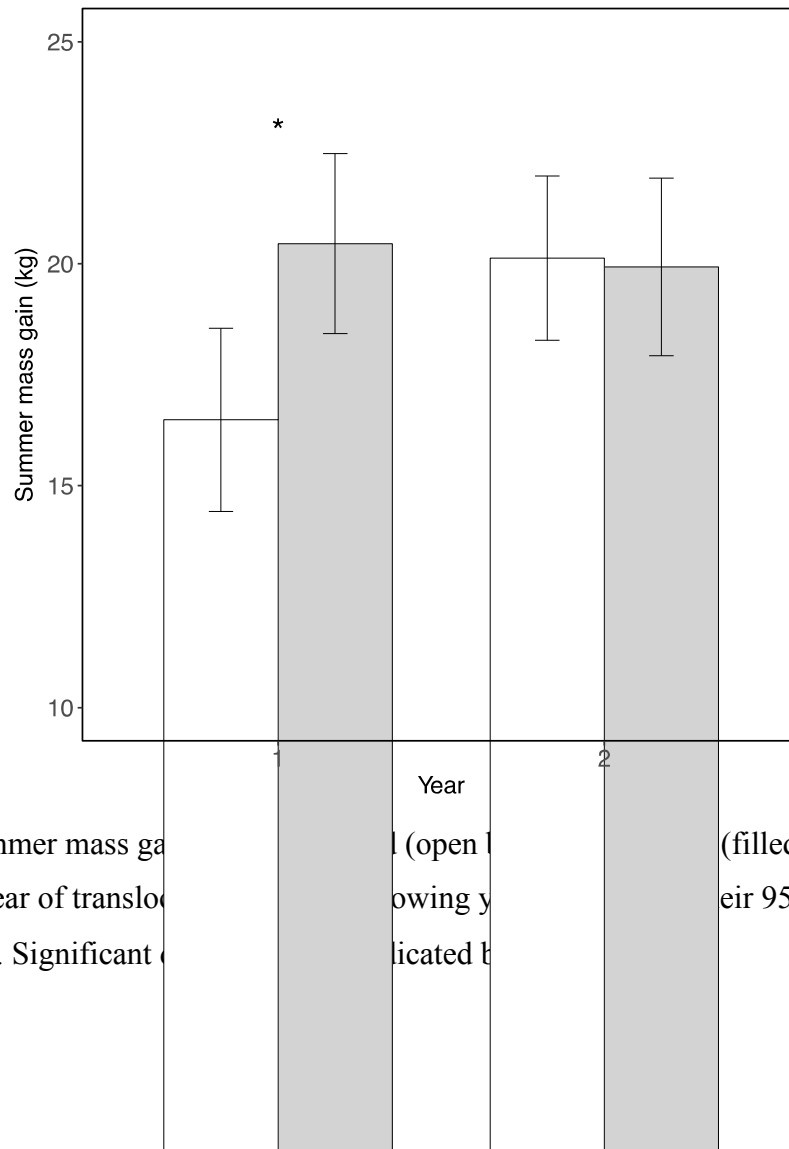


Figure 2.6 Summer mass gain of translocated (open bars) and resident (filled bars) bighorn sheep for the year of translocation and the following year. Error bars represent 95% CIs (error bars) are represented. Significant differences are indicated by an asterisk (*)

2.6 Discussion

Using detailed data on behavior and mass of translocated individuals, we quantified post-release social integration and acclimation in wild bighorn sheep. Changes in sociality, behavior, mass, and the comparison of these measures to the resident population suggest that relocated sheep required one year to acclimate to their new environment and socially integrate into the local population.

Using a network approach, we documented a gradual assimilation of relocated sheep in the local population through increased centrality and decreased avoidance of residents. Similarly, translocated Alpine ibex (*Capra ibex*) needed 1-2 years to fully associate with resident conspecifics (Scillitani et al., 2012). Although translocated sheep joined groups with residents after the first study period, they tended to avoid other sheep within a group until their second summer on Ram Mountain. Our intra-group cohesion index agrees with the observed patterns of avoidance obtained through network analyses, and supports the conclusion that translocated sheep did not fully integrate into the local population until at least six months after translocation.

The delayed social integration of translocated sheep has important implications for the success of translocations. Early-life social associations are linked to future survival and reproductive success (McDonald, 2007; Stanton and Mann, 2012). Furthermore, in our study population, association behaviors provide direct fitness benefits primarily through adult female survival and lamb production (Vander Wal et al., 2015). These long-term consequences of sociality on fitness suggest advantages of strong and numerous social associations. For instance, familiarity with conspecifics may decrease the time allocated to both antipredator and social vigilance (Favreau et al., 2015; Griffiths et al., 2004), leaving more time for other activities such as foraging. This supposition is supported by our results. Translocated sheep, which were less social in the first two study periods, spent more time vigilant and increased their vigilance when forming groups with local residents, suggesting possible costs of social novelty. Similarly, in kangaroo rats (*Dipodomys stephensi*), translocated individuals spent less time fighting and more time foraging if they were relocated with familiar neighbors (Shier and Swaisgood, 2012). Moreover, social integration of translocated sheep at Ram Mountain led to high rates of received aggression. In black rhinoceros (*Diceros bicornis*), post-release mortality of translocated individuals was largely due to intraspecific fighting (Linklater et al., 2011). In bighorn sheep, agonistic interactions determine social rank, which in turn predicts male reproductive success (Hogg and Forbes, 1997) but provides unclear benefits to females (Favre et al., 2008). These combined social and behavioral results underline the post-release obstacles faced by translocated

individuals. They may also explain the relatively poor success of the 2007 translocation for which, unfortunately, no detailed behavioral data are available.

Marked behavioral dissimilarities between relocated and resident individuals in the first year following translocation were reflected in body mass differences. Our results suggest that lack of familiarity with the resident population and a possible deficit in knowledge about the local environment (Letty et al., 2007; Scillitani et al., 2013) resulted in relocated sheep gaining about 20% less mass than residents in the summer following translocation. These results are consistent with a study that simultaneously observed somatic costs and differences in behavior for translocated African elephants (*Loxodonta africana*; Pinter-Wollman et al. 2009a). However, in the second year following translocation, we observed no differences in body mass gain. Pinter-Wollman et al. (2009a) suggested that post-release body condition may take longer to change and adjust than behavior, but for bighorn sheep mass gain deficits ceased when translocated sheep integrated within the social structure of the resident population. Differences in body growth may partially explain these different results. Unlike bighorn sheep, growth in size and mass of African elephants is slow and continues well into adult life (Lee and Moss, 1995). Nonetheless, the early mass gain deficit of translocated sheep may reduce reproductive success and longevity over the long term (Marcil-Ferland et al., 2013). Indeed, for both translocation events, relocated females did not give birth before the third year following translocation. Age of primiparity of translocated females was about 1-2 years older than for age-matched ‘control’ females, suggesting a cost of early mass deficit (Martin and Festa-Bianchet, 2012). During the 2007 translocation, sheep that died or disappeared within two years of release had gained about 14% less mass during the first summer than relocated sheep that remained on the mountain. These results are in accordance with a large body of literature that underlines the importance of mass and changes in mass for large mammals (Gaillard et al., 2000). It remains unclear, however, if delayed reproduction and mortality were mostly due to changes in mass, lack of integration and acclimation, or a combination of morphological and behavioral factors.

Using a multidisciplinary approach and ‘control’ residents as a baseline for comparison, we uncovered details about the temporal acclimation and social integration of translocated individuals. For example, the apparent absence of behavioral differences in group cohesion and received aggressive interactions in the first study period arose because most translocated sheep did not associate with residents during that period. Without a network analysis, it would have been difficult to correctly interpret these results. Furthermore, our approach revealed individual variation in social integration, since two of the nine relocated sheep integrated into the local population during the first period (see Fig. 2.1). Individuals that integrated rapidly also received more aggression, likely explaining why most relocated sheep avoided residents until the third period. These individual differences might have important long-term implications and provide further understanding of post-release processes. Further investigation of how short-term sociality, behaviour and growth of translocated individuals may predict long-term fitness and translocation success is needed in bighorn sheep. For translocated swift foxes (*Vulpes velox*), post-release movement behavior predicted future reproductive success (Moehrenschrager and Macdonald, 2003). Similarly, post-release foraging and aggressive behavior of translocated kangaroo rats partially explained future survival and reproduction (Shier and Swaisgood, 2012).

Although the social and behavioral aspects of this study involved only nine translocated individuals, that sample size is representative of recommended numbers to reinforce declining populations of similar size to the bighorn sheep population at Ram Mountain. For the genetic rescue of Florida panthers, it was suggested that eight young females be translocated from Texas to the local population of approximately 40 breeding adults (Hedrick, 1995). A larger number of translocated individuals may risk swamping local genetic variation (Hedrick and Fredrickson, 2010).

Overall, our analyses show that social integration and post-release acclimation are simultaneous, based on social, behavioral and morphological measures. Our results lead to

specific conservation and management recommendations for reinforcement programs of bighorn sheep. First, if the main goal is demographic rather than genetic rescue, we suggest translocating a higher proportion of females. Females are usually primiparous at 3-4 years (Martin and Festa-Bianchet, 2012) and can produce an offspring every year afterwards. Males, on the other hand, need to acquire a high social rank to mate. This rank is strongly correlated with age and mass (Pelletier and Festa-Bianchet, 2006), so that the initial stress and reduced mass gain associated with translocation may have more long-lasting effects on the reproductive success of males than of females. Second, since sociality plays an important role in adult survival and reproduction (Vander Wal et al., 2015), we suggest releasing groups of young individuals so post-release effects may dissipate by the time they reach reproductive age. In this study, translocated females began to reproduce 1-2 years later than expected for age-matched resident females. Therefore, managers should expect a minimal demographic contribution from translocated individuals for two years post-release, and account for that expectation in population projections. In the absence of more species-specific information, we suggest that these recommendations also be used for ungulate species with similar social structures. As the number of translocations increase in response to local population declines, post-release monitoring of growth, behavior and reproduction can improve translocation techniques. Our results contribute to our understanding of post-release processes and will assist in evaluating future translocations.

2.7 Acknowledgements

We thank Jon Jorgenson, Chiara Feder, Alberta Fish & Wildlife and the Alberta Chapter of the Wild Sheep Foundation for logistic and financial support of bighorn sheep translocations. We are grateful to W. J. King and L. Quesnel for helpful comments on previous versions of the manuscript. We thank two anonymous reviewers for insightful comments that greatly improved this manuscript. We thank L. Renaud, N. Blais and S. Tardif for collection of behavioral and

morphological data and F. Rousseu for help in statistics. This research was funded by the Alberta Conservation Association (ACA), the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) and the Canada Research Chair program. M. Poirier's master thesis was supported by a CGS-M NSERC scholarship. The study was authorized by the Université de Sherbrooke Animal Care Committee, affiliated with the Canadian Council on Animal Care, protocols MFB2006-01 and MFB2014-01.

2.8 References

- Aplin, L.M., Farine, D.R., Morand-Ferron, J., Sheldon, B.C., 2012. Social networks predict patch discovery in a wild population of songbirds. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 279, 4199–4205. doi:10.1098/rspb.2012.1591
- Armstrong, D.P., Le Coeur, C., Thorne, J.M., Panfylova, J., Lovegrove, T.G., Frost, P.G.H., Ewen, J.G., 2017. Using Bayesian mark-recapture modelling to quantify the strength and duration of post-release effects in reintroduced populations. *Biol. Conserv.* 215, 39–45. doi:10.1016/j.biocon.2017.08.033
- Armstrong, D.P., Reynolds, M.H., 2012. Modelling Reintroduced Populations: The State of the Art and Future Directions, in: Ewen, J.G., Armstrong, D.P., Parker, K.A., Seddon, P.J. (Eds.), *Reintroduction Biology*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK, pp. 165–222. doi:10.1002/9781444355833.ch6
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., Walker, S., 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *J. Stat. Softw.* 67, 1–48. doi:10.18637/jss.v067.i01
- Berger-Tal, O., Saltz, D., 2014. Using the movement patterns of reintroduced animals to improve reintroduction success. *Curr. Zool.* 60, 515–526. doi:10.1093/czoolo/60.4.515
- Berger, J., 1990. Persistence of Different-sized Populations: An Empirical Assessment of Rapid Extinctions in Bighorn Sheep. *Conserv. Biol.* 4, 91–98. doi:10.1111/j.1523-1739.1990.tb00271.x
- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H., White, J.-S.S., 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.* 24, 127–135. doi:10.1016/j.tree.2008.10.008
- Bonnie, K.E., Earley, R.L., 2007. Expanding the scope for social information use. *Anim. Behav.* 74, 171–181. doi:10.1016/j.anbehav.2006.12.009
- Brent, L.J.N., 2015. Friends of friends: are indirect connections in social networks important to animal behaviour? *Anim. Behav.* 103, 211–222. doi:10.1016/j.anbehav.2015.01.020
- Brewer, C.E., Bleich, V.C., Hosch-Hebdon, T., McWhirter, D., Rominger, E., Wagner, M., Wiedmann, B.P., Foster, J., 2014. *Bighorn Sheep : Conservation Challenges and Management Strategies for the 21st Century*. Wild Sheep Working Group, Western Association of Fish and Wildlife Agencies, Cheyenne, Wyoming, USA.

- Brichieri-Colombi, T.A., Moehrensclager, A., 2016. Alignment of threat, effort, and perceived success in North American conservation translocations. *Conserv. Biol.* 30, 1159–1172. doi:10.1111/cobi.12743
- Cairns, S.J., Schwager, S.J., 1987. A comparison of association indices. *Anim. Behav.* 35, 1454–1469. doi:10.1016/S0003-3472(87)80018-0
- Champagnon, J., Elmberg, J., Guillemain, M., Gauthier-Clerc, M., Lebreton, J.-D., 2012. Conspecifics can be aliens too: A review of effects of restocking practices in vertebrates. *J. Nat. Conserv.* 20, 231–241. doi:10.1016/j.jnc.2012.02.002
- Costenbader, E., Valente, T.W., 2003. The stability of centrality measures when networks are sampled. *Soc. Networks* 25, 283–307. doi:10.1016/S0378-8733(03)00012-1
- Crawley, M.J., 2012. *The R Book*, 2nd Edition, Wiley. ed. Wiley, West Sussex.
- Croft, D.P., Madden, J.R., Franks, D.W., James, R., 2011. Hypothesis testing in animal social networks. *Trends Ecol. Evol.* 26, 502–507. doi:10.1016/j.tree.2011.05.012
- Csárdi, G., Nepusz, T., 2006. The igraph software package for complex network research. *Interjournal Complex Sys*, 1695.
- Danchin, E., Giraldeau, L.-A., Valone, T.J., Wagner, R.H., 2004. Public Information: From Nosy Neighbors to Cultural Evolution. *Science*. 305, 487–491. doi:10.1126/science.1098254
- Dickens, M.J., Delehanty, D.J., Michael Romero, L., 2010. Stress: An inevitable component of animal translocation. *Biol. Conserv.* 143, 1329–1341. doi:10.1016/j.biocon.2010.02.032
- Farine, D.R., 2013. Animal social network inference and permutations for ecologists in R using asnipe. *Methods Ecol. Evol.* 4, 1187–1194. doi:10.1111/2041-210X.12121
- Farine, D.R., Whitehead, H., 2015. Constructing, conducting and interpreting animal social network analysis. *J. Anim. Ecol.* 84, 1144–1163. doi:10.1111/1365-2656.12418
- Favre, M., Martin, J.G.A., Festa-Bianchet, M., 2008. Determinants and life-history consequences of social dominance in bighorn ewes. *Anim. Behav.* 76, 1373–1380. doi:10.1016/j.anbehav.2008.07.003
- Favreau, F.-R., Pays, O., Fritz, H., Goulard, M., Best, E.C., Goldizen, A.W., 2015. Predators, food and social context shape the types of vigilance exhibited by kangaroos. *Anim. Behav.* 99, 109–121. doi:10.1016/j.anbehav.2014.11.001

- Festa-Bianchet, M., 1991. The social system of bighorn sheep: grouping patterns, kinship and female dominance rank. *Anim. Behav.* 42, 71–82. doi:10.1016/S0003-3472(05)80607-4
- Festa-Bianchet, M., Coulson, T., Gaillard, J.-M., Hogg, J.T., Pelletier, F., 2006. Stochastic predation events and population persistence in bighorn sheep. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 273, 1537–1543. doi:10.1098/rspb.2006.3467
- Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.M., Côté, S., 2003. Variable age structure and apparent density-dependence in survival of adult ungulates. *J. Anim. Ecol.* 72, 640–649. doi: 10.1046/j.1365-2656.2003.00735.x
- Festa-Bianchet, M., Jorgenson, J.T., Bérube, C.H., Portier, C., William, D.W., 1997. Body mass and survival of bighorn sheep. *Can. J. Zool.* 75, 1372–1379. doi: 10.1139/z97-763
- Fischer, J., Lindenmayer, D.B., 2000. An assessment of the published results of animal relocations. *Biol. Conserv.* 96, 1–11. doi:10.1016/S0006-3207(00)00048-3
- Frair, J.L., Merrill, E.H., Allen, J.R., Boyce, M.S., 2007. Know Thy Enemy: Experience Affects Elk Translocation Success in Risky Landscapes. *J. Wildl. Manage.* 71, 541–554. doi:10.2193/2006-141
- Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N.G., Loison, A., Toïgo, C., 2000. Temporal Variation in Fitness Components and Population Dynamics of Large Herbivores. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31, 367–393. doi:10.1146/annurev.ecolsys.31.1.367
- Gelman, A., 2008. Scaling regression inputs by dividing by two standard deviations. *Stat. Med.* 27, 2865–2873. doi:10.1002/sim.3107
- Griffin, A.S., 2004. Social learning about predators: a review and prospectus. *Anim. Learn. Behav.* 32, 131–140. doi:10.3758/BF03196014
- Griffith, B., Scott, J.M., Carpenter, J.W., Reed, C., 1989. Translocation as a Species Conservation Tool: Status and Strategy. *Science.* 245, 477–480. doi:10.1126/science.245.4917.477
- Griffiths, S.W., Brockmark, S., Hojesjo, J., Johnsson, J.I., 2004. Coping with divided attention: the advantage of familiarity. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 271, 695–699. doi:10.1098/rspb.2003.2648
- Gusset, M., Slotow, R., Somers, M.J., 2006. Divided we fail: the importance of social integration for the re-introduction of endangered African wild dogs (*Lycaon pictus*). *J. Zool.* 270, 502–511. doi:10.1111/j.1469-7998.2006.00168.x

- Hedrick, P.W., 1995. Gene Flow and Genetic Restoration: The Florida Panther as a Case Study. *Conserv. Biol.* 9, 996–1007. doi:10.1046/j.1523-1739.1995.9050988.x-i1
- Hedrick, P.W., Fredrickson, R., 2010. Genetic rescue guidelines with examples from Mexican wolves and Florida panthers. *Conserv. Genet.* 11, 615–626. doi:10.1007/s10592-009-9999-5
- Hogg, J.T., Forbes, S.H., 1997. Mating in bighorn sheep: Frequent male reproduction via a high-risk “unconventional” tactic. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 41, 33–48. doi:10.1007/s002650050361
- IUCN, 2013. Guidelines for reintroductions and other conservation translocations. Gland, Switzerland.
- Jorgenson, J.T., Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.-M., Wishart, W.D., 1997. Effects of age, sex, disease, and density on survival of bighorn sheep. *Ecology* 78, 1019–1032. doi:10.1890/0012-9658(1997)078[1019:EOASDA]2.0.CO;2
- Lee, P.C., Moss, C.J., 1995. Statural growth in known-age African elephants (*Loxodonta africana*). *J. Zool.* 236, 29–41. doi:10.1111/j.1469-7998.1995.tb01782.x
- Letty, J., Aubineau, J., Marchandean, S., Clobert, J., 2003. Effect of translocation on survival in wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Mamm. Biol.* 68, 250–255. doi:10.1078/1616-5047-00092
- Letty, J., Marchandean, S., Aubineau, J., 2007. Problems encountered by individuals in animal translocations: Lessons from field studies. *Ecoscience* 14, 420–431. doi:10.2980/1195-6860(2007)14[420:PEBIIA]2.0.CO;2
- Linklater, W.L., Adcock, K., du Preez, P., Swaisgood, R.R., Law, P.R., Knight, M.H., Gedir, J. V., Kerley, G.I.H., 2011. Guidelines for large herbivore translocation simplified: black rhinoceros case study. *J. Appl. Ecol.* 48, 493–502. doi:10.1111/j.1365-2664.2011.01960.x
- Marcil-Ferland, D., Festa-Bianchet, M., Martin, A.M., Pelletier, F., 2013. Despite Catch-Up, Prolonged Growth Has Detrimental Fitness Consequences in a Long-Lived Vertebrate. *Am. Nat.* 182, 775–785. doi:10.1086/673534
- Martin, J.G.A., Festa-Bianchet, M., 2012. Determinants and consequences of age of primiparity in bighorn ewes. *Oikos* 121, 752–760. doi:10.1111/j.1600-0706.2011.19962.x

- Martin, J.G.A., Pelletier, F., 2011. Measuring growth patterns in the field: effects of sampling regime and methods on standardized estimates. *Can. J. Zool.* 89, 529–537. doi:10.1139/z11-018
- McDonald, D.B., 2007. Predicting fate from early connectivity in a social network. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 10910–10914. doi:10.1073/pnas.0701159104
- Moehrensclager, A., Macdonald, D.W., 2003. Movement and survival parameters of translocated and resident swift foxes *Vulpes velox*. *Anim. Conserv.* 6, 199–206. doi:10.1017/S1367943003003251
- Pelletier, F., Festa-Bianchet, M., 2006. Sexual selection and social rank in bighorn rams. *Anim. Behav.* 71, 649–655. doi:10.1016/j.anbehav.2005.07.008
- Pelletier, F., Hogg, J.T., Festa-Bianchet, M., 2004. Effect of chemical immobilization on social status of bighorn rams. *Anim. Behav.* 67, 1163–1165. doi:10.1016/j.anbehav.2003.07.009
- Pinter-Wollman, N., Isbell, L.A., Hart, L.A., 2009a. Assessing translocation outcome: Comparing behavioral and physiological aspects of translocated and resident African elephants (*Loxodonta africana*). *Biol. Conserv.* 142, 1116–1124. doi:10.1016/j.biocon.2009.01.027
- Pinter-Wollman, N., Isbell, L. a, Hart, L. a, 2009b. The relationship between social behaviour and habitat familiarity in African elephants (*Loxodonta africana*). *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 276, 1009–1014. doi:10.1098/rspb.2008.1538
- R Development Core Team, R., 2015. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Found. Stat. Comput., R Foundation for Statistical Computing. doi:10.1007/978-3-540-74686-7
- Ramos-Fernández, G., Boyer, D., Aureli, F., Vick, L.G., 2009. Association networks in spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 63, 999–1013. doi:10.1007/s00265-009-0719-4
- Rieucan, G., Martin, J.G.A., 2008. Many eyes or many ewes: vigilance tactics in female bighorn sheep *Ovis canadensis* vary according to reproductive status. *Oikos* 117, 501–506. doi:10.1111/j.0030-1299.2008.16274.x
- Rioux-Paquette, E., Festa-Bianchet, M., Coltman, D.W., 2011. Sex-differential effects of inbreeding on overwinter survival, birth date and mass of bighorn lambs. *J. Evol. Biol.* 24, 121–131. doi:10.1111/j.1420-9101.2010.02154.x

- Ruckstuhl, K.E., 1998. Foraging behaviour and sexual segregation in bighorn sheep. *Anim. Behav.* 56, 99–106. doi:10.1006/anbe.1998.0745
- Ruckstuhl, K.E., Festa-Bianchet, M., Jorgenson, J.T., 2003. Bite rates in Rocky Mountain bighorn sheep (*Ovis canadensis*): effects of season , age , sex and reproductive status. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 54, 167–173. doi:10.1007/s00265-003-0615-2
- Schielzeth, H., 2010. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods Ecol. Evol.* 1, 103–113. doi:10.1111/j.2041-210X.2010.00012.x
- Scillitani, L., Darmon, G., Monaco, A., Cocca, G., Sturaro, E., Rossi, L., Ramanzin, M., 2013. Habitat selection in translocated gregarious ungulate species: An interplay between sociality and ecological requirements. *J. Wildl. Manage.* 77, 761–769. doi:10.1002/jwmg.517
- Scillitani, L., Sturaro, E., Menzano, A., Rossi, L., Viale, C., Ramanzin, M., 2012. Post-release spatial and social behaviour of translocated male Alpine ibexes (*Capra ibex ibex*) in the eastern Italian Alps. *Eur. J. Wildl. Res.* 58, 461–472. doi:10.1007/s10344-011-0596-9
- Seddon, P.J., Armstrong, D.P., 2016. Reintroduction and other conservation translocations: history and future developments, in: Jachowski, D.S., Millspaugh, J.J., Angermeir, P.L., Slotow, R. (Eds.), *Reintroduction of Fish and Wildlife Populations*. University of California Press, Oakland, California, pp. 7–27.
- Seddon, P.J., Armstrong, D.P., Maloney, R.F., 2007. Developing the Science of Reintroduction Biology. *Conserv. Biol.* 21, 303–312. doi:10.1111/j.1523-1739.2006.00627.x
- Shier, D.M., Swaisgood, R.R., 2012. Fitness Costs of Neighborhood Disruption in Translocations of a Solitary Mammal. *Conserv. Biol.* 26, 116–123. doi:10.1111/j.1523-1739.2011.01748.x
- Sibbald, A.M., Elston, D.A., Smith, D.J.F., Erhard, H.W., 2005. A method for assessing the relative sociability of individuals within groups: an example with grazing sheep. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 91, 57–73. doi:10.1016/j.applanim.2004.09.002
- Singer, F.J., Papouchis, C.M., Symonds, K.K., 2000. Translocations as a Tool for Restoring Populations of Bighorn Sheep. *Restor. Ecol.* 8, 6–13. doi:10.1046/j.1526-100x.2000.80061.x
- Sjoasen, T., 1997. Movements and Establishment of Reintroduced European Otters *Lutra lutra*. *J. Appl. Ecol.* 34, 1070–1080. doi:10.2307/2405295

- Snijders, L., Blumstein, D.T., Stanley, C.R., Franks, D.W., 2017. Animal Social Network Theory Can Help Wildlife Conservation. *Trends Ecol. Evol.* 32, 567–577. doi:10.1016/j.tree.2017.05.005
- Stanton, M.A., Mann, J., 2012. Early Social Networks Predict Survival in Wild Bottlenose Dolphins. *PLoS One* 7, e47508. doi:10.1371/journal.pone.0047508
- Tarszisz, E., Dickman, C.R., Munn, A.J., 2014. Physiology in conservation translocations. *Conserv. Physiol.* 2. doi:10.1093/conphys/cou054
- Toweill, D.E., Geist, V., 1999. Return of royalty: wild sheep of North America. Boone & Crockett Club, Missoula. Montana, USA.
- Vander Wal, E., Festa-Bianchet, M., Réale, D., Coltman, D.W., Pelletier, F., 2015. Sex-based differences in the adaptive value of social behavior contrasted against morphology and environment. *Ecology* 96, 631–641. doi:10.1890/14-1320.1.sm
- Vander Wal, E., Gagné-Delorme, A., Festa-Bianchet, M., Pelletier, F., 2016. Dyadic associations and individual sociality in bighorn ewes. *Behav. Ecol.* 27, 560–566. doi:10.1093/beheco/arv193
- Wey, T.W., Blumstein, D.T., Shen, W., Jordán, F., 2008. Social network analysis of animal behaviour: a promising tool for the study of sociality. *Anim. Behav.* 75, 333–344. doi:10.1016/j.anbehav.2007.06.020
- Wikelski, M., Cooke, S.J., 2006. Conservation physiology. *Trends Ecol. Evol.* 21, 38–46. doi:10.1016/j.tree.2005.10.018

2.9 Annexe

Supplementary material

Appendix A

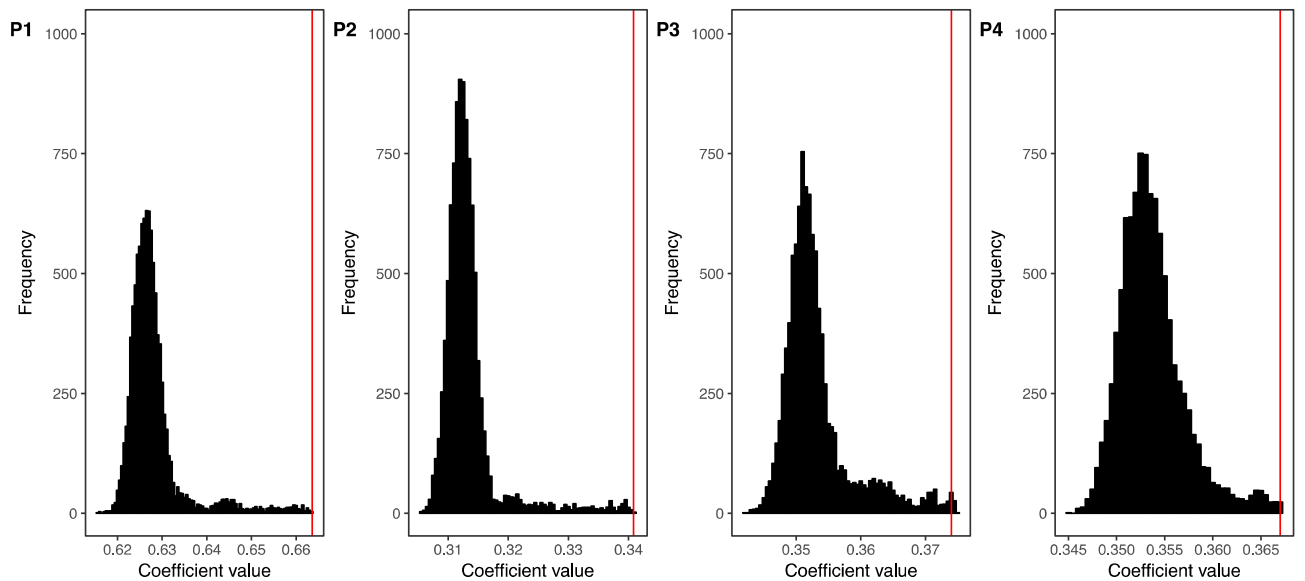


Figure A2.1 Comparison of the association indices CVs of observed networks (red lines) with the distribution of the association indices CVs of 10 000 permuted networks (black histograms). All four study periods are presented from left to right (P1 to P4).

Table A2.1 Coefficients of linear models comparing observed eigenvector centrality of translocated and resident bighorn sheep based on HWIs over four study periods. ‘Resident’ is the reference category. *P* values are the result of 10 000 data-stream permutations (see Figure A2.2).

Eigenvector Centrality: Resident vs Translocated			
Period	Coefficients	<i>P</i> value	
1	-0.55	0.007	
2	-0.02	0.495	
3	-0.07	0.382	
4	0.14	0.355	

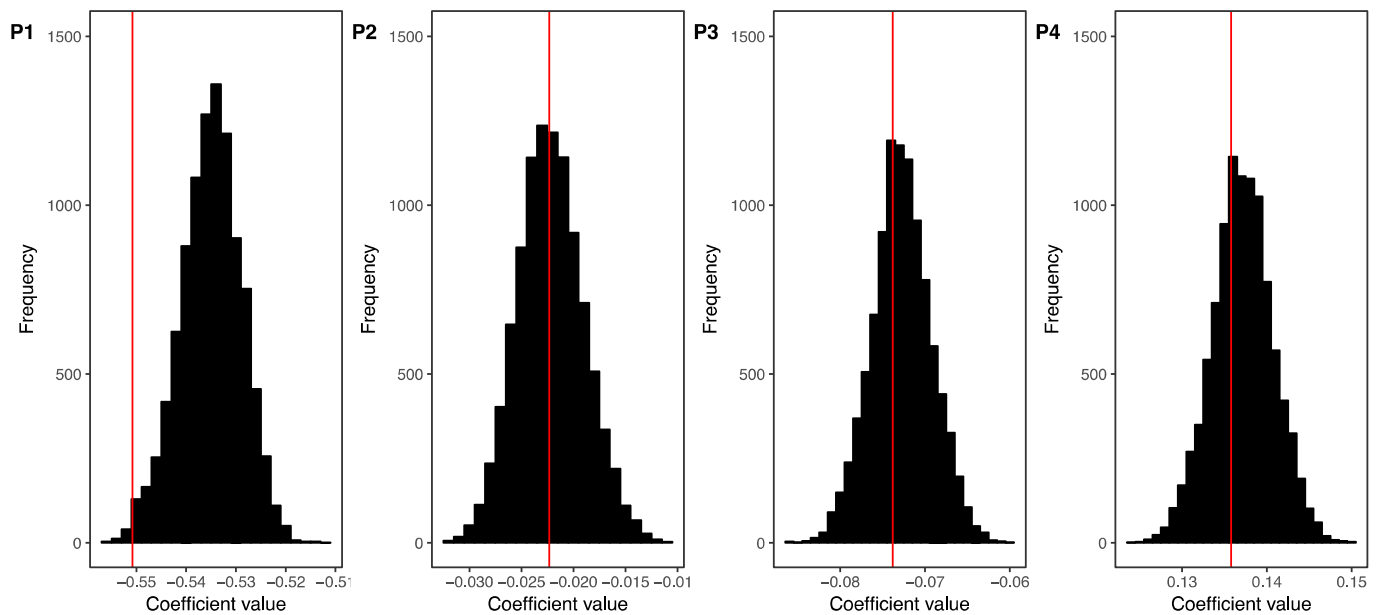


Figure A2.2 Comparison of ‘residency status’ coefficients of linear model for observed networks (red lines) with the distribution of random coefficients of 10 000 permuted networks (black histograms). All four study periods are presented from left to right (P1 to P4).

Table A2.2 Parameter estimates for fixed effects of the selected generalized linear mixed model of the determinants of intra-group cohesion indices for bighorn sheep, based on 73 sampling events at Ram Mountain, Alberta, 2015-2016. 'Resident', 'Period1' and 'No Lamb' are the reference levels for Status, Period and Reproductive Status (RS) variables, respectively.

Full model				
Status x Period x Group size + Status x Age + Sex + RS				
Final model	Estimates	SE	T-Value	<i>P</i> -Value
Intercept	0.997	0.065	15.320	< 0.001
Status	-0.129	0.098	1.318	0.189
Period2	0.099	0.080	1.241	0.215
Period3	0.046	0.079	0.590	0.556
Period4	-0.008	0.077	0.110	0.913
Status: Period2	-0.097	0.120	0.812	0.417
Status: Period3	0.264	0.117	2.250	0.025
Status: Period4	0.259	0.114	2.269	0.024

Table A2.3 Parameter estimates for fixed effects of the selected generalized linear mixed model of the determinants of the proportion of time spent vigilant by bighorn sheep based on 321 focal observations at Ram Mountain, Alberta, 2015-2016. ‘Resident’, ‘Period1’ and ‘No Lamb’ are the reference levels for Status, Period and Reproductive Status (RS) variables, respectively. Proportion of translocated sheep in the observed group (Prop. Trans.) is a percentage. Continuous variables are scaled.

Full model				
Status x Period x Prop. Trans. + Status x Group size + Sex + Age + RS + Time + Time ²				
Final model	Estimates	SE	Z-value	P-value
Intercept	-4.666	0.405	11.522	< 0.001
Status	0.847	0.193	4.385	< 0.001
Period2	-0.797	0.093	8.583	< 0.001
Period3	-0.104	0.085	1.217	0.223
Period4	-0.352	0.088	4.004	< 0.001
Prop. Trans.	0.717	0.158	4.526	< 0.001
Group Size	-0.391	0.031	12.678	< 0.001
RS	0.313	0.055	5.671	< 0.001
Time	6.998	1.238	5.656	< 0.001
Time ²	-5.502	1.058	5.204	< 0.001
Status: Period2	-0.177	0.098	1.810	0.070
Status: Period3	-0.920	0.097	9.477	< 0.001
Status: Period4	-0.600	0.094	6.379	< 0.001
Status: Prop. Trans.	-0.948	0.164	5.782	< 0.001
Period2: Prop. Trans.	-0.895	0.187	4.795	< 0.001
Period3: Prop. Trans.	-0.164	0.178	0.921	0.357
Period4: Prop. Trans.	-0.443	0.205	2.166	0.030
Status: Period2: Prop. Trans.	0.970	0.197	4.915	< 0.001
Status: Period3: Prop. Trans.	0.834	0.198	4.209	< 0.001
Status: Period4: Prop. Trans.	0.638	0.244	2.616	0.009

Table A2.4 Parameter estimates for fixed effects of the selected generalized linear mixed model of the determinants of rate of vigilance events for bighorn sheep based on 321 focal observations at Ram Mountain, Alberta, 2015-2016. Group size, proportion of translocated sheep in the group and age were standardized. ‘Resident’ and ‘Period1’ are the reference levels for the Status and Period variables, respectively. ‘Resident’, ‘Period1’ and ‘No Lamb’ are the reference levels for Status, Period and Reproductive Status (RS) variables, respectively.

Full model				
Status x Period x Prop. Trans. + Status x Group size + Sex + Age + RS + Time + Time ²				
Final model	Estimates	SE	T-value	P-value
Intercept	2.408	0.416	5.790	< 0.001
Status	1.983	0.528	3.758	< 0.001
Period2	-0.388	0.496	0.782	0.435
Period3	0.525	0.461	1.139	0.256
Period4	1.020	0.483	2.111	0.036
Group size	-0.861	0.231	3.732	< 0.001
Period2: Status	-0.994	0.645	1.540	0.125
Period3: Status	-1.774	0.641	2.766	0.006
Period4: Status	-2.161	0.618	3.499	0.001

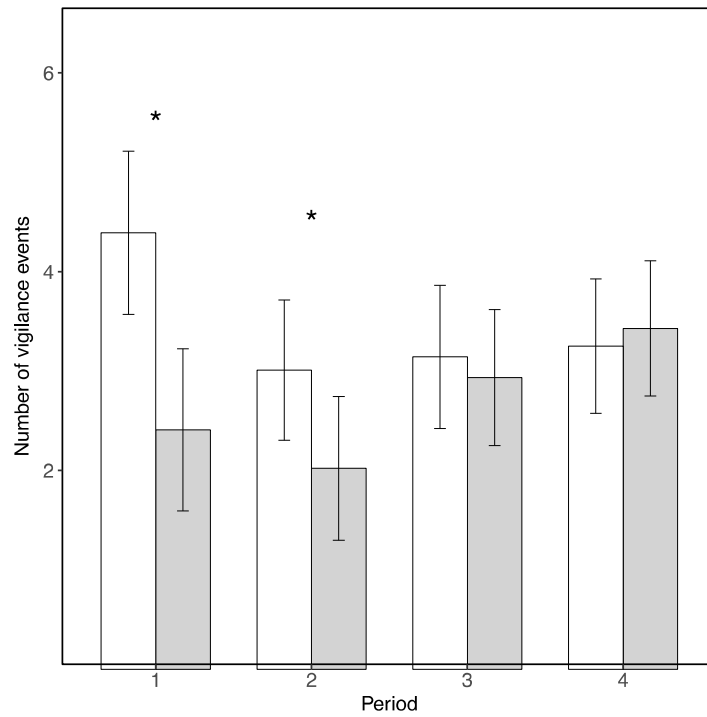


Figure A2.3 Number of vigilance events during 5 minutes of activity by bighorn sheep on Ram Mountain, 2015 and 2016, over four study periods. Means and their 95% CIs are shown for translocated (open bars) and resident (filled bars) sheep. Significant differences are indicated by asterisks.

Table A2.5 Parameter estimates for the selected generalized linear model of the determinants of rate of received aggressive interactions for bighorn sheep ($n = 70$) at Ram Mountain, Alberta, 2015-2016. 'Resident', 'Period1' and 'No Lamb' are the reference levels for Status, Period and Reproductive Status (RS) variables, respectively.

Full model				
Status x Period + Status x Age + Sex + RS				
Final model	Estimates	SE	Z-Value	P-Value
Intercept	-1.931	0.277	6.974	< 0.001
Status	0.404	0.308	1.311	0.190
Period2	0.492	0.319	1.407	0.159
Period3	0.543	0.319	1.699	0.089
Period4	0.596	0.345	1.727	0.084
Age	-0.316	0.099	3.190	0.001
Status: Period2	1.017	0.419	2.427	0.015
Status: Period3	0.265	0.425	0.623	0.533
Status: Period4	-0.500	0.479	1.043	0.297

CHAPITRE 3

DÉCLIN, RESTAURATION ET RESCOUSSE GÉNÉTIQUE D'UNE POPULATION ISOLÉE D'ONGULÉS

3.1 Introduction de l'article

L'objectif de cet article était de déterminer l'efficacité de la translocation à des fins de restauration et de rescousse génétique d'une population affectée par une dépression consanguine sexe-spécifique. Pour ce faire, j'ai utilisé les données génétiques, démographiques et morphologiques du suivi à long terme de la population de mouflons de Ram Mountain. Utilisant des données annuelles, j'ai fait une analyse temporelle du déclin et du rétablissement génétique de la population. De plus, par l'analyse de traits reliés à la valeur adaptative des agneaux, j'ai testé l'hypothèse selon laquelle les croisements entre individus résidents et relocalisés causeraient une rescousse génétique. Ainsi, j'ai pu quantifier précisément les changements génétiques au cours des quatre dernières générations, déterminant à quel moment et avec quel intensité le déclin et le rétablissement se sont produits. De plus, j'ai pu quantifier l'effet des croisements sur la valeur adaptative des agneaux dans la population.

J'ai fait les analyses et rédigé l'article. Le Pr Marco Festa-Bianchet m'a encadré tout au long du projet en tant que directeur de ma recherche. Les assignations de paternités ont été faites dans le laboratoire du Pr. Coltman. M. Jorgenson a organisé et coordonné les translocations de mouflons. L'ensemble des coauteurs a participé à la révision du manuscrit. Le manuscrit sera soumis au journal *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* en février 2018.

GENETIC DECLINE, RESTORATION AND RESCUE OF AN ISOLATED UNGULATE POPULATION

Par

Marc-Antoine Poirier, David Coltman, Fanie Pelletier, Jon Jorgenson et Marco Festa-Bianchet

3.2 Abstract

Inbreeding and loss of genetic diversity affect many natural populations worldwide. We investigated the genetic and demographic consequences of a demographic bottleneck followed by the supplementation and recovery of an isolated population of wild bighorn sheep (*Ovis canadensis*) at Ram Mountain, Alberta, Canada. Using detailed yearly demographic and genetic population parameters, we documented the genetic decline, restoration and rescue of the population over four generations (27 years). The demographic bottleneck led to loss in expected heterozygosity and allelic diversity of 6.0 and 9.8%, respectively, over two generations. Following supplementation with sheep from another population, hybrid resident lambs, descendants of translocated sheep, were 5.3% heavier at weaning and had a 21% higher survival to one-year compared with non-hybrid resident lambs. Population-wide expected heterozygosity and allelic diversity increased by 3.6 and 12.4% after two generations through the addition of 20 new alleles from translocated individuals. We found no evidence for outbreeding depression and did not see immediate evidence of genetic swamping of local genes based on fraction of migrant alleles. Rapid intervention following the demographic bottleneck allowed the genetic restoration and rescue of this bighorn sheep population, likely preventing further losses at both the genetic and demographic levels.

Key words: Conservation genetics, Genetic bottleneck, Genetic restoration, Genetic rescue, Translocation, Juvenile fitness, *Ovis canadensis*

3.3 Introduction

Theories of genetic drift predict that small and isolated populations will suffer decreased genetic diversity and increased inbreeding over time. Loss of genetic diversity and greater inbreeding are expected to reduce fitness, eventually compromising population persistence [1–3]. Inbreeding depression, reduced fitness of offspring born from matings between relatives, is ubiquitous in small populations and has been documented in many species [4–6]. Without immigration, small populations affected by inbreeding depression are at increased risk of extinction [7]. For many natural populations, however, natural or human-caused isolation prevents gene flow and therefore reduces persistence probability [8,9]. In addition to isolation and low population size, demographic bottlenecks, rapid and persistent declines in population size, are important causes of inbreeding and loss of genetic variability [8,10]. Small populations with low genetic diversity are also expected to be less likely to adapt to environmental changes due to low evolutionary potential [11], further increasing risk of extinction. Given widespread habitat loss, barriers to dispersal and population declines, especially of large mammals [12], there is an increasing need for management and conservation interventions that maintain or restore genetic variation to assure population viability.

Translocation of animals is increasingly used to reinforce populations of conservation concern and its application is now widespread in conservation biology and wildlife management [13,14]. Translocations usually seek two distinct but not mutually exclusive genetic outcomes. First, genetic restoration occurs when genetic diversity is increased by the addition of new alleles and changes in allelic frequencies [15]. Second, genetic rescue occurs when population fitness, inferred from some demographic vital rate or phenotypic trait, is increased owing to addition of new alleles [16]. Both genetic restoration and rescue have recently received strong support as a means to mitigate genetic loss and inbreeding depression in the wild [15,17]. By contrast, evolutionary rescue, population recovery through genetic adaptation following environmental

change, has received little attention in translocation science [18]. Nevertheless, natural or artificial immigration of conspecifics may facilitate evolutionary rescue by increasing the available genetic diversity for selection to act on [19] or by increasing mutational opportunities through increased population size [20]. For species with longer generation times, however, evolutionary rescue is more likely to result from high standing genetic variation or translocation of new genes than from novel mutations [11,21].

Translocations may, however, present important risks to targeted populations. Potential spread of infectious disease and transmission of parasites are among the main concerns for conservation biologists and wildlife managers [22,23]. Moreover, outbreeding of inbred individuals may not always be beneficial, particularly in the presence of local adaptations [24]. Outbreeding depression, reduced fitness of offspring from matings between genetically divergent individuals, has been observed in wild populations and might make translocations counterproductive [25]. Outbreeding depression is generally associated with the genetic swamping of locally adapted variants by migrant alleles or the break-up of co-adapted gene complex [19,25].

The bighorn sheep (*Ovis canadensis*) population of Ram Mountain, Alberta, is geographically isolated and immigration is rare. The population suffered a demographic bottleneck in 1992-2002 caused by negative density-dependence [26] followed by intense predation by cougars (*Puma concolor*) [27]. It then failed to recover despite cessation of both predation and hunting pressure [28] and stagnated at low numbers for several years. Rioux-Paquette et al. [29] found strong evidence of inbreeding depression for female lambs at Ram Mountain, with inbred females suffering a 40% decrease in overwinter survival. They found no evidence of inbreeding depression for male lambs, and suggested that sex-differential effects of inbreeding may be a general pattern in sexually dimorphic mammals because of sex-biased maternal care or sexual differences in early development strategies [29]. In 2002-2007, the low and stagnating

population size justified the translocation of bighorn sheep from another population to Ram Mountain, providing an opportunity to test the effectiveness of translocation for recovery in a wild population undergoing inbreeding depression.

Here, we explore how the deleterious consequences of a recent population bottleneck in this isolated population were at least partially overcome by the addition of 26 bighorn sheep from another, larger population. We first tested for loss of genetic diversity following the rapid decline in population size. Following translocations, we predicted an increase in genetic diversity through the addition of new alleles. Based on recent reviews of the beneficial effects of genetic rescue [17,30], we expected a positive effect of outbreeding on fitness-related traits. Considering the sex-differential consequences of inbreeding in this population [29], we also predicted a greater effect of outbreeding on fitness of females than of male juveniles.

Empirical evidence for genetic rescue had previously been reported in bighorn sheep in the National Bison Range (NBR) [31,32]. Unlike the NBR population, the Ram Mountain population declined mostly through strong negative density-dependence. Since inbreeding and density-dependent effects, and not habitat quality, were thought to be responsible for the decline and stagnation of the population, we expected genetic rescue to occur following translocations. Using detailed yearly demographic and genetic population properties, we present a precise description of both decline and recovery in a wild population of ungulates through the course of four generations.

3.4 Methods

3.4.1 Study population and translocations

Ram Mountain, Alberta (52° N, 115° W, elevation 1080 to 2170 m), is 30 km east of the Canadian Rockies. Due to its geographic isolation, immigration is rare. Since 1972, individually marked bighorn sheep have been followed and captured 2-5 times per year [33]. Since 1975, over 99% of resident adult sheep have been individually identifiable, so that the exact size and composition of the population have been precisely known each year [33]. The Ram Mountain population declined from 232 sheep in 1991 to 40 in 2002 and then stagnated at about 40-45 individuals for 5 years. The population failed to recover despite the cessation of intense cougar predation in 2001 [27]. Only 15 resident adult ewes remained in 2007. To supplement the population, translocations of wild sheep were carried out in 2002-2007, when the resident population, including offspring of translocated sheep, ranged from 38 to 50 individuals. An additional 9 sheep were translocated to Ram Mountain in 2015 following high cougar predation in 2012-2013. This latter translocation was not included in our demographic and genetic analyses because none of those individuals had reproduce when we conducted our analyses. Relocated sheep were captured in a large (over 500 sheep) population at Cadomin, Alberta (53° N, 117° W), 130 km northwest of Ram Mountain, then moved by truck and helicopter to Ram Mountain in late winter, except for 6 rams that were translocated in November 2004 to allow them to take part in the rut. Translocated individuals were marked with ear tags and visual collars. In total, 26 sheep were moved from Cadomin to Ram Mountain over six years. Of these, however, only 19 remained on the mountain by the time the next field season began late in the following May (table 3.1). We do not know if the missing sheep had dispersed or died, and thus were not considered in our analyses. Repeated captures and sightings of marked sheep allowed detailed monitoring of the Ram Mountain population throughout this study. At each capture,

sheep were weighted and female reproductive status was assessed. At first capture, lambs were marked, sexed, weighed, and tissue samples were collected for DNA analyses.

Table 3.1 Sex, mean age at translocation and reproductive success (RS: number and sex of those that produced at least one lamb) of translocated sheep on Ram Mountain, Alberta, 2002-2007.

Translocation	<i>n</i>	Sex	Age	RS
2002	2	2 M	3.0	1 M
2005	12	6 M, 6 F	3.3	2 M, 1 F
2007	12	7 M, 5 F	1.0	3 M, 2 F

3.4.2 Microsatellites and pedigree building

We obtained accurate measurements of the genetic decline and restoration of the Ram Mountain population following the demographic bottleneck and translocations, because nearly all individuals that survived to a few weeks of age were sampled. PCR amplification was performed at 26 ungulate-derived microsatellite loci [34] for 585 (98%) of sheep present on Ram Mountain in 1990-2016, or nearly four generations of bighorn sheep [35]. We excluded 14 individuals for which 20 % of alleles could not be amplified. Sheep included in genetic analyses had on average only 2.1% of alleles that could not be amplified. We used microsatellite data and *GenAlEx* 6.5 [36] to estimate number of alleles and observed and estimated heterozygosity every year. Allelic richness and standard measures of deviations from Hardy-Weinberg were estimated every year with *FSTAT* 2.9.3 [37]. We compared translocated sheep with the resident population using these measures, in addition to comparisons of changes in the resident population over time.

Maternal links were established from suckling behaviour. Maternal links were confirmed and paternal links determined from microsatellites, using *CERVUS* version 3.0 at a $> 95\%$ confidence interval [38]. Some individuals with unsampled fathers were identified as paternal half-sibs using *COLONY* version 2.0 [39]. These lambs were fathered by non-resident males that arrived at Ram Mountain for the rut, as is typical of bighorn sheep [40]. Our accurate pedigree allowed us to estimate the introgression of migrant alleles from translocated sheep at the individual level. From these outbreeding estimates, we categorized each individual as a 'non-hybrid' or 'hybrid' resident. The first hybrid lamb was born in 2003, and thus we only considered 2003-2016 for analyses of genetic rescue. Maternities and paternities were known for all 173 lambs born in 2003-2016. During this period, non-resident males sired 39 (22%) resident lambs. According to *pre-hoc* analysis of microsatellite data, however, non-resident sires did not introduce new alleles and did not differ genetically from the resident population of Ram Mountain prior to translocations. They were therefore considered as residents to simplify analyses. These sires likely came from Shunda Mountain, just across the North Saskatchewan River from Ram Mountain, as we have documented movement of males between these two mountains (unpublished data). Genetically, it seems likely that bighorn sheep on Ram and Shunda Mountains can be considered the same population (D. Colman, unpublished data). The alternative source of non-resident males, in the main Rocky Mountain range, is over 30 km away and separated by coniferous forests, an unsuitable habitat for bighorn sheep.

In addition to temporal comparison of the Ram Mountain population, we considered three genetic 'clusters' for individuals on Ram Mountain each year; a 'full' cluster including resident translocated sheep; a 'resident' cluster of sheep born at Ram Mountain, and a 'non-hybrid resident' cluster which excluded translocated sheep and their descendants. By considering these three distinct 'clusters' we could compare different changes in genetic properties following translocations.

3.4.3 Data collection and variables

To test for genetic rescue, we compared different fitness-related traits of ‘non-hybrid’ and ‘hybrid’ lambs born in 2003-2016. We considered four traits known to affect fitness: birthdate [41], weaning mass, summer mass gain [42], and survival [43]. Birthdates were estimated through field observations of ewes with newborn lambs with an estimated precision of ± 5 days [41]. Lambs were captured and weighed 1-4 times during their first summer [33]. Individual lamb mass was adjusted to June 15 and September 15 using a mixed model based on individual recaptures [44]. Mass gain was obtained by subtracting mass adjusted to mid-June from that adjusted to mid-September. Survival to 1 year was determined in late May of the subsequent year by field observations of individuals. At Ram Mountain, resighting probability is over 99% for ewes and yearlings [33], and no sheep thought to have died as a lamb was ever sighted in a later year. We controlled for possible confounding effects of climate with the monthly Pacific Decadal Oscillation (PDO) [45]. We used the mean PDO as a global climate index for summer (May-Sept), rut (Nov-Dec), and winter (Nov-Mar) seasons. We also controlled for possible confounding effects of maternal care on lamb traits. Mothers that weaned a lamb the previous year had higher energy expenditure than mothers who did not complete their previous lactation, which may affect the condition of their lambs the following year [46]. We therefore considered maternal mass in September and reproductive status the previous year in our analyses [41].

3.4.4 Statistical analysis

Statistical analyses were performed in R v. 3.3.1 [47]. Statistical genetic comparisons of the resident population only included sheep born at Ram Mountain, thus excluding translocated individuals. Population-wide genetic properties of Ram Mountain were compared at two generation (13 years) intervals using a Wilcoxon signed rank test pairing the data by locus [48].

We used this same statistical test to compare translocated individuals with the local population of residents at Ram Mountain prior to translocations.

We used generalized linear and linear mixed models (GLMM and LMM) to analyze the effect of outbreeding on fitness-related traits in lambs from 2003 to 2016. Models were fitted using the *lme4* package [49]. Linear mixed models were computed for lamb mass at weaning, summer mass gain and birthdate as response variables. We used a generalized linear mixed model with binomial distribution for lamb survival to 1 year. We included maternal identity and year as random terms in all models because we measured some lambs born to the same ewes in different years. Conformity of models to assumptions of independence, homoscedasticity, and normality of residuals was assessed through visual inspection of residuals. For each response variable, we computed 18 models including a null model with only random effects (electronic supplementary material, S1). An information theoretic approach was used to examine the model set for each response variable by calculating a sample size-corrected form of Akaike's information criterion (AICc) following Burnham et al. [50]. For each model set, weighted support for each model was calculated on the basis of AICc with the *AICcmodavg* package [51]. Models were run separately for each of the four responses variables. Predictors of interest were hybridity ('non-hybrid' vs 'hybrid') and the interaction between sex and hybridity [29]. We performed model averaging with the *AICcmodavg* package [51] for both these predictors, where parameter estimates for each predictor were averaged only over models including that predictor [50]. Model averaging also provided unconditional standard errors and 95% confidence intervals of parameter estimates. In addition to the two predictors of interest and depending on the response variable, we controlled for birthdate, maternal mass and previous reproductive success, and seasonal PDO. In all cases, continuous explanatory variables were centered and divided by two standard deviations to allow model convergence and facilitate the interpretation of model estimates [52,53]. Explained variance of selected models was quantified with marginal and conditional R^2 [54]. Finally, using best models ($\Delta AICc < 2$), we did *post hoc* analyses to investigate the effect of the sex of the translocated parent on fitness-related traits of first

generation hybrid lambs using an information theoretic approach (electronic supplementary material, S2).

3.5 Results

3.5.1 Genetic decline

Over two generations, in 1990-2003, the Ram Mountain population declined from 221 to 40 sheep and lost 14 (10.6%) of alleles in 26 monitored microsatellite loci (table 3.2). During this period, expected heterozygosity and number of alleles decreased by 6.0% and 9.8%, respectively. Reduction in mean numbers of alleles was faster than in expected heterozygosity (figure 3.1a, b). Population-wide inbreeding (F_{IS}), however, did not differ between 1990 and 2003 (table 3.2). Genetic differentiation (F_{ST}) was 1.3% (95% CI: 0.5-2.3) between the pre- and post-decline Ram Mountain population.

Table 3.2 Genetic properties at 26 polymorphic microsatellite loci in the Ram Mountain population of bighorn sheep before (1990) and after (2003) a major demographic decline, and before any translocated sheep reproduced.

	Ram Mountain		<i>P</i> -value
	1990	2003	
<i>n</i>	184	39	
# Alleles/locus	5.08	4.58	0.005
Allelic richness	4.63	4.51	0.209
Private alleles (%)	14 (10.6)	1 (0.8)	
He	0.651	0.612	< 0.001
Ho	0.666	0.634	0.010
Fis	-0.020	-0.026	0.234

3.5.2 Translocations

Of 26 bighorn sheep translocated in 2002-2007, only 9 (35%) reproduced in the local population (table 3.1). For translocated sheep that remained on Ram Mountain long enough to potentially reproduce, mean number of alleles, allelic richness and expected heterozygosity were significantly higher than for the 2003 ‘resident’ cluster (table 3.3). Neither genetic population, however, showed signs of inbreeding (F_{IS} ; table 3.3). Population genetic differentiation (F_{ST}) was 12.6% (95% CI: 8.8-16.6) between translocated individuals and the 2003 ‘resident’ cluster, and both populations contained several private alleles (table 3.3).

Table 3.3 Genetic properties at 26 polymorphic microsatellite loci of pre-translocation (2003) Ram Mountain resident bighorn sheep and translocated individuals.

	Pre-translocation Ram Mountain	Translocated	<i>P</i> -value
<i>n</i>	39	17	
# Alleles/locus	4.58	5.08	0.065
Allelic richness	4.20	5.06	0.003
Private alleles (%)	17 (14.3)	30 (22.7)	
He	0.612	0.673	0.033
Ho	0.634	0.693	0.135
Fis	-0.026	-0.002	0.085

3.5.3 Genetic restoration

Genetic comparison of the pre- and post-translocation resident populations identified 20 alleles that introgressed from translocated sheep (table 3.4), or 67% of the private alleles found in translocated individuals (table 3.3). The new alleles led to an increase of genetic diversity over

two generations at Ram Mountain (table 3.4; figure 3.1a, b). Mean number of alleles and allelic richness increased significantly (table 3.4). Similarly, expected heterozygosity increased, but observed heterozygosity did not differ between pre- and post-translocation populations (table 3.4). Genetic differentiation (F_{ST}) was 2.1% (95% CI: 1.0-3.3) between the pre- and post-translocation Ram Mountain population. Temporal examination of population-wide genetic properties showed that restoration began in 2006 and that genetic diversity of the ‘resident’ cluster recovered to values measured in the pre-decline (1990) population by 2016 (figure 3.1a, b). Meanwhile, the genetic diversity of the ‘non-hybrid resident’ cluster continued a declining trend (figure 3.1a, b).

Table 3.4 Genetic properties at 26 polymorphic microsatellite loci of pre- (2003) and two generations post-translocation (2016) Ram Mountain resident bighorn sheep.

	Ram Mountain		<i>P</i> -value
	Pre-translocation	Post-translocation	
<i>n</i>	39	57	
Alleles/locus	4.58	5.15	0.006
Allelic richness	4.45	4.82	0.010
Private alleles (%)	5 (4.2)	20 (14.9)	
He	0.612	0.634	0.055
Ho	0.634	0.629	0.470
Fis	-0.026	0.016	0.071

3.5.4 Genetic rescue

Observed increases in genetic diversity were accompanied by improvements in several fitness measures for hybrid lambs. Mass in September and summer mass gain were respectively 5.3% and 5.6% higher in hybrid than non-hybrid lambs (table 3.5; figure 3.2a, b). Similarly, overwinter survival was 21% higher for hybrid lambs, although the confidence interval for this

estimate just overlapped zero (table 3.5; figure 3.2c). Hybridity status of lambs did not affect birthdate (table 3.5). Overwinter survival was not correlated with lamb mass in September ($t_{98.911} = -0.48$, p -value = 0.63) or summer mass gain ($t_{681} = -1.59$, p -value = 0.12). The interaction between sex and hybridity status was not a significant predictor for any response variable (table 3.5; figure 3.2). Male and female lambs, however, differed in mean mass and survival probability as males were heavier but had lower survival (figure 3.2). Sex of the translocated parent had no effect on any of the lamb fitness-related traits tested for first generation hybrid lambs (table S2.6). The contributions of competing models to the averaged models, as well as parameter estimates from the set of computed models, are presented in the electronic supplementary material. The variance explained by the best models ($\Delta AICc < 2$) for each response variables is presented in table S1.6.

Table 3.5 Model-averaged estimates of hybridity status and its interaction with sex for four fitness-related traits of bighorn sheep lambs on Ram Mountain, Alberta, 2003-2016. The reference category for HYBRID is “non-hybrid”, so that negative estimates indicate a positive effect of outbreeding on traits. Predictors whose 95% confidence interval does not include zero are in bold. Sample sizes varied between models because of missing data.

	Estimates	95% CI	
Birthdate ^a (<i>n</i> = 173)			
HYBRID	- 2.65	- 7.16	1.86
HYBRID : SEX	- 3.51	- 11.64	4.62
Lamb mass in September ^a (<i>n</i> = 146)			
HYBRID	- 1.45	- 2.59	- 0.30
HYBRID : SEX	0.72	- 1.29	2.74
Lamb mass gain ^a (<i>n</i> = 135)			
HYBRID	- 1.13	- 2.24	- 0.01
HYBRID : SEX	0.64	- 1.29	2.57
Survival to 1 year ^b (<i>n</i> = 153)			
HYBRID	- 0.86	- 1.72	0.01
HYBRID : SEX	- 0.48	- 2.20	1.24

^a Analyses used linear mixed model

^b Analyses used generalized linear mixed model with a binomial distribution

3.5.5 Population recovery

Demographic recovery appeared to be ongoing in 2012 when the population size reached 74 sheep, an increase of 85% since 2002 (figure 3.1c). High cougar predation in 2012-2013 led to a sharp 37% decline (figure 3.1c). Cessation of predation in 2014, however, allowed the population to increase to 61 sheep in 2016 (figure 3.1c). As of 2016, 50% of residents were hybrids (figure 3.1c) and the expected proportion of introgressed alleles from translocated sheep in the resident population was estimated at 19.1% based on kinship derived from the population's pedigree. The population increased further, to 73 sheep, in 2017, excluding an additional 9 sheep translocated in 2015 and their lambs (results not shown).

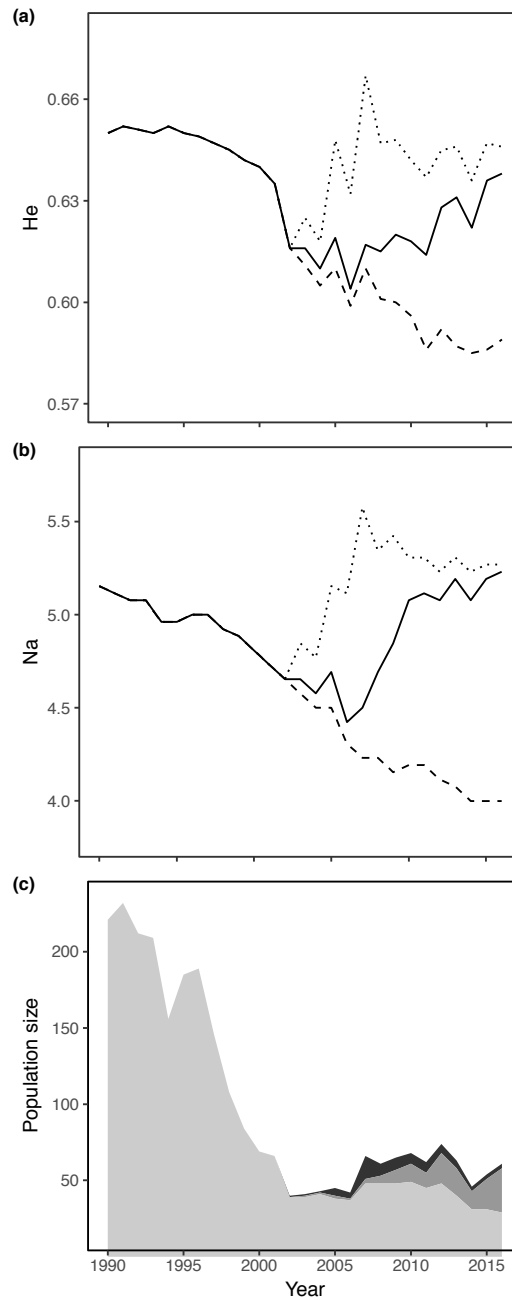


Figure 3.1 Genetic and demographic changes in the Ram Mountain bighorn sheep population, Alberta, 1990-2016. (a) Population-wide expected heterozygosity and (b) mean number of alleles per locus for the 'resident' cluster (solid line), the 'full' cluster including translocated sheep (dotted line), and the 'non-hybrid resident' cluster (dashed line). (c) Population size with the number of non-hybrid (light grey), hybrid (grey) and translocated (black) sheep. Vertical grey bars indicate the translocation period.

3.6 Discussion

This study is a rare example of detailed temporal demographic and genetic monitoring of a wild population during periods of both decline and recovery. We show that rapid intervention following demographic bottleneck allowed the genetic restoration and rescue of the isolated population of Ram Mountain, therefore preventing important losses at both the genetic and demographic levels.

Prior to decline, genetic diversity at Ram Mountain was within expected values for bighorn sheep populations of similar latitudes (D. Coltman, unpublished data). High predation following negative density-dependence led to an important demographic bottleneck and population stagnation. The drastic decline of 83% in population size over two generations was followed by a significant decrease in genetic diversity as predicted by theories of genetic drift [10]. Temporal monitoring indicated that reduction in allelic diversity was faster than heterozygosity, the expected signature of a bottleneck [10,55]. Translocations of a few individuals, however, allowed genetic variation to recover to within the range of values observed in other bighorn sheep populations in Alberta (D. Coltman, unpublished data). Introgression of new alleles provided genetic restoration of the Ram Mountain population through increased heterozygosity and allelic richness over two generations. With nine translocated sheep reproducing in the local population of 40-60 sheep, we do not see immediate evidence of genetic swamping of local genes based on fraction of migrant alleles. Continued monitoring of the population, especially of functional genes, will give further insight on the genetic consequences of the translocations. Increased population size usually leads to higher rate of mutation of beneficial alleles [20]. Additionally, greater standing genetic variation is thought to increase the probability of evolutionary rescue because it is immediately available for selection to act on [21].

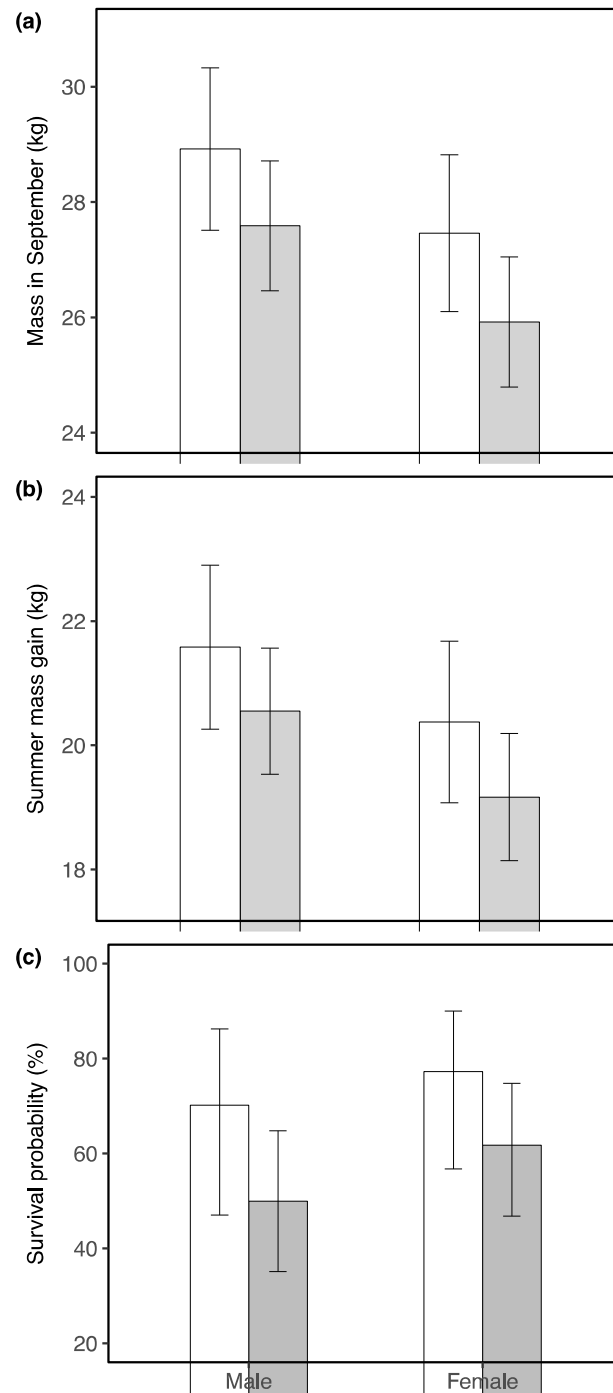


Figure 3.2 Fitness-related traits of hybrid (open bars) and bighorn (filled bars) bighorn lambs born on Ram Mountain, Alberta, Canada. Error bars represent 95% CIs. (a) Mass in September (kg) for 146 lambs, (b) summer mass gain (kg) for 145 lambs and (c) survival to 1 year for 153 lambs.

At Ram Mountain, inbreeding lowered survival of female lambs [29], and juvenile recruitment was the dominant demographic rate in periods of population stagnation and increase [56]. Considering poor recruitment [29], low numbers of reproductive adults (15-20 resident females) following the demographic bottleneck and threats of stochastic predation events [27], the short-term persistence of this population was not assured. Outbreeding of resident sheep with translocated individuals led to increased growth and survival of hybrid lambs, which provided an opportunity for recovery. We suggest that the increase in population size in 2015-2017 was partly attributable to increased body mass and survival of hybrid lambs through alleviation of inbreeding depression. The apparent increase in survival of hybrid lambs over time led to a larger population of reproductive adults, which have high survival probability and are likely to contribute to population growth for many years [43,57]. Despite sex-differential effects of inbreeding in the resident population [29], outbreeding did not affect sexes differently in any of the fitness-related traits tested. Furthermore, first generation hybrid lambs of both sexes had higher fitness compared with non-hybrid lambs regardless of the sex of the translocated parent. Our results provide further evidence for genetic rescue in naturally-occurring populations and suggest that translocations allowed, at least, short-term population persistence at Ram Mountain. Further investigation will be needed to identify the mechanisms behind the genetic rescue of Ram Mountain.

The potential for outbreeding depression is a primary concern with translocations and is supported by theory [25]. Recent theoretical and empirical examples, however, suggest that naturally or artificially establishing gene flow among populations will most often increase fitness [58–60]. In this study, population differentiation between resident and translocated sheep was high (12.6%), but within expected values considering the geographical distance between populations [61]. Despite its relative isolation and high genetic differentiation with translocated individuals, the Ram Mountain population appeared to recover both at the genetic and demographic levels following translocations. We found no evidence for outbreeding depression, with hybridity status of lambs having positive or null effects in all fitness-related traits tested.

Continued genetic monitoring of the population is needed to assess potential swamping of locally adaptive variants in the long term. We suspect, however, that without the population recovery brought about partly through translocations, loss of local alleles would have continued through increased genetic drift as the population continued to decline.

Trophy hunting of bighorn sheep is a major socio-economic activity [62]. Consequently, translocations of bighorn sheep are frequently used for both conservation and hunting management purposes [63]. Our genetic and demographic findings provide practical applications of conservation research for wildlife managers and policy makers charged with managing bighorn sheep populations throughout North America. We point out, however, that at Ram Mountain, we had clear evidence of inbreeding depression to justify this intervention, similarly to findings for Florida panthers (*Puma concolor*) [64,65]. We caution against broad-scale translocations simply to increase trophy quality, especially given the potential threat of local adaptations to disease in bighorn sheep [66].

Given the current rate at which environments change, incapacity to adapt quickly enough increases the risk of extinction of many natural populations. Long-lived species with longer generation times, such as bighorn sheep, are the least likely to be rescued by evolution [11]. To date, evolutionary rescue remains very difficult to observe in nature and has never been documented in wild vertebrate populations [11,18]. Understanding how natural or artificial immigration can reduce or enhance the opportunity for adaptation and evolutionary rescue is currently of significant importance [15,16,18]. Assisted evolutionary rescue, through artificial immigration (i.e. translocations), as those undertaken at Ram Mountain, may be one way to mitigate the effect of human-driven environmental changes on wild population and allow large vertebrate populations to persist on longer time scales. Differentiating between the relative roles of demographic, genetic and evolutionary rescue following translocation will be an important step for future studies of conservation science.

3.7 Acknowledgements

We thank Chiara Feder, Anne Hubbs and Alberta Fish & Wildlife for logistic support of the Ram Mountain study. The Alberta Chapter of the Wild Sheep Foundation provided logistic and financial support for the bighorn sheep translocations. Dany Garant provided constructive comments on an earlier draft of the manuscript. We thank all field assistants and students who collected data in the field and analyzed samples in the lab since 1990. The long-term research program at Ram Mountain is supported by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) and the Canada Research Chair program. It has also received financial support from Alberta Fish & Wildlife and the Alberta Conservation Association. M. Poirier's master thesis was supported by a CGS-M NSERC scholarship. The study was authorized by the Université de Sherbrooke Animal Care Committee, affiliated with the Canadian Council on Animal Care, protocols MFB2006-01 and MFB2014-01.

3.8 References

1. Charpentier M, Setchell JM, Prugnolle F, Knapp LA, Wickings EJ, Peignot P, Hossaert-McKey M. 2005 Genetic diversity and reproductive success in mandrills (*Mandrillus sphinx*). *Proc. Natl. Acad. Sci.* **102**, 16723–16728. (doi:10.1073/pnas.0507205102)
2. Grueber CE, Wallis GP, Jamieson IG. 2008 Heterozygosity-fitness correlations and their relevance to studies on inbreeding depression in threatened species. *Mol. Ecol.* **17**, 3978–3984. (doi:10.1111/j.1365-294X.2008.03910.x)
3. Da Silva A *et al.* 2009 Heterozygosity-fitness correlations revealed by neutral and candidate gene markers in roe deer from a long-term study. *Evolution.* **63**, 403–417. (doi:10.1111/j.1558-5646.2008.00542.x)
4. Crnokrak P, Roff D a. 1999 Inbreeding depression in the wild. *Heredity.* **83**, 260–270. (doi:10.1038/sj.hdy.6885530)
5. Charlesworth D, Willis JH. 2009 The genetics of inbreeding depression. *Nat. Rev. Genet.* **10**, 783–796. (doi:10.1038/nrg2664)
6. Keller LF, Waller DM. 2002 Inbreeding effects in wild populations. *Trends Ecol. Evol.* **17**, 230–241. (doi:10.1016/S0169-5347(02)02489-8)
7. Saccheri I, Kuussaari M, Kankare M, Vikman P, Fortelius W, Hanski I. 1998 Inbreeding and extinction in a butterfly metepopulation. *Nature* **392**, 491–494. (doi:10.1038/33136)
8. Broquet T, Angelone S, Jaquiere J, Joly P, Lena J-P, Lengage T, Plenet S, Luquet E, Perrin N. 2010 Genetic Bottlenecks Driven by Population Disconnection. *Conserv. Biol.* **24**, 1596–1605. (doi:10.1111/j.1523-1739.2010.01556.x)
9. Pavlova A *et al.* 2017 Severe consequences of habitat fragmentation on genetic diversity of an endangered Australian freshwater fish: A call for assisted gene flow. *Evol. Appl.* **10**, 531–550. (doi:10.1111/eva.12484)
10. Nei M, Maruyama T, Chakraborty R. 1975 The Bottleneck Effect and Genetic Variability in Populations. *Evolution.* **29**, 1. (doi:10.2307/2407137)
11. Vander Wal E, Garant D, Festa-Bianchet M, Pelletier F. 2012 Evolutionary rescue in vertebrates: evidence, applications and uncertainty. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **368**, 20120090. (doi:10.1098/rstb.2012.0090)

12. Schipper J *et al.* 2008 The Status of the World's Land and Marine Mammals: Diversity, Threat, and Knowledge. *Science*. **322**, 225–230. (doi:10.1126/science.1165115)
13. Armstrong D, Seddon P. 2008 Directions in reintroduction biology. *Trends Ecol. Evol.* **23**, 20–25. (doi:10.1016/j.tree.2007.10.003)
14. Seddon PJ, Armstrong DP, Maloney RF. 2007 Developing the Science of Reintroduction Biology. *Conserv. Biol.* **21**, 303–312. (doi:10.1111/j.1523-1739.2006.00627.x)
15. Whiteley AR, Fitzpatrick SW, Funk WC, Tallmon DA. 2015 Genetic rescue to the rescue. *Trends Ecol. Evol.* **30**, 42–49. (doi:10.1016/j.tree.2014.10.009)
16. Tallmon D, Luikart G, Waples RS. 2004 The alluring simplicity and complex reality of genetic rescue. *Trends Ecol. Evol.* **19**, 489–496. (doi:10.1016/j.tree.2004.07.003)
17. Frankham R. 2015 Genetic rescue of small inbred populations: meta-analysis reveals large and consistent benefits of gene flow. *Mol. Ecol.* **24**, 2610–2618. (doi:10.1111/mec.13139)
18. Carlson SM, Cunningham CJ, Westley PAH. 2014 Evolutionary rescue in a changing world. *Trends Ecol. Evol.* **29**, 521–530. (doi:10.1016/j.tree.2014.06.005)
19. Lenormand T. 2002 Gene flow and the limits to natural selection. *Trends Ecol. Evol.* **17**, 183–189.
20. Holt RD, Gomulkiewicz R. 1997 How Does Immigration Influence Local Adaptation? A Reexamination of a Familiar Paradigm. *Am. Nat.* **149**, 563–572.
21. Barrett RDH, Hendry AP. 2012 Evolutionary rescue under environmental change? In *Behavioural Responses to a Changing World* (eds L Candolin, BBM Wong), pp. 216–233. Oxford: Oxford University Press.
22. Cunningham AA. 1996 Disease Risks of Wildlife Translocations. *Conserv. Biol.* **10**, 349–353. (doi:10.1046/j.1523-1739.1996.10020349.x)
23. Daszak P. 2000 Emerging Infectious Diseases of Wildlife - Threats to Biodiversity and Human Health. *Science*. **287**, 443–449. (doi:10.1126/science.287.5452.443)
24. Waller DM. 2015 Genetic rescue: a safe or risky bet? *Mol. Ecol.* **24**, 2595–2597. (doi:10.1111/mec.13220)

25. Edmands S. 2007 Between a rock and a hard place: evaluating the relative risks of inbreeding and outbreeding for conservation and management. *Mol. Ecol.* **16**, 463–475. (doi:10.1111/j.1365-294X.2006.03148.x)
26. Festa-Bianchet M, Gaillard JM, Côté S. 2003 Variable age structure and apparent density-dependence in survival of adult ungulates. *J. Anim. Ecol.* **72**, 640–649.
27. Festa-Bianchet M, Coulson T, Gaillard J-M, Hogg JT, Pelletier F. 2006 Stochastic predation events and population persistence in bighorn sheep. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **273**, 1537–1543. (doi:10.1098/rspb.2006.3467)
28. Pigeon G, Festa-Bianchet M, Coltman DW, Pelletier F. 2016 Intense selective hunting leads to artificial evolution in horn size. *Evol. Appl.* **9**, 521–530. (doi:10.1111/eva.12358)
29. Rioux-Paquette E, Festa-Bianchet M, Coltman DW. 2011 Sex-differential effects of inbreeding on overwinter survival, birth date and mass of bighorn lambs. *J. Evol. Biol.* **24**, 121–131. (doi:10.1111/j.1420-9101.2010.02154.x)
30. Frankham R. 2016 Genetic rescue benefits persist to at least the F3 generation, based on a meta-analysis. *Biol. Conserv.* **195**, 33–36. (doi:10.1016/j.biocon.2015.12.038)
31. Hogg JT, Forbes SH, Steele BM, Luikart G. 2006 Genetic rescue of an insular population of large mammals. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **273**, 1491–1499. (doi:10.1098/rspb.2006.3477)
32. Miller JM, Poissant J, Hogg JT, Coltman DW. 2012 Genomic consequences of genetic rescue in an insular population of bighorn sheep (*Ovis canadensis*). *Mol. Ecol.* **21**, 1583–1596. (doi:10.1111/j.1365-294X.2011.05427.x)
33. Jorgenson JT, Festa-Bianchet M, Gaillard J-M, Wishart WD. 1997 Effects of age, sex, disease, and density on survival of bighorn sheep. *Ecology* **78**, 1019–1032. (doi:10.1890/0012-9658(1997)078[1019:EOASDA]2.0.CO;2)
34. Coltman DW, O'Donoghue P, Hogg JT, Festa-Bianchet M. 2005 Selection and genetic (co)variance in bighorn sheep. *Evolution.* **59**, 1372–1382.
35. Hamel S, Gaillard J-M, Festa-Bianchet M, Côté SD. 2009 Individual quality, early-life conditions, and reproductive success in contrasted populations of large herbivores. *Ecology* **90**, 1981–1995. (doi:10.1890/08-0596.1)
36. Peakall R, Smouse PE. 2012 GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research--an update. *Bioinformatics* **28**, 2537–2539. (doi:10.1093/bioinformatics/bts460)

37. Goudet J. 1995 Fstat version 1.2: a computer program to calculate Fstatistics. *J. Hered.* **86**, 485–486.
38. Coltman DW, Festa-Bianchet M, Jorgenson JT, Strobeck C. 2002 Age-dependent sexual selection in bighorn rams. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **269**, 165–172. (doi:10.1098/rspb.2001.1851)
39. Wang J. 2004 Sibship Reconstruction From Genetic Data With Typing Errors. *Genetics* **166**, 1963–1979. (doi:10.1534/genetics.166.4.1963)
40. Hogg JT. 2000 *Mating systems and conservation at large spatial scales*. Vertebrate. Singapore: World Scientific.
41. Feder C, Martin JGA, Festa-Bianchet M, Bérubé C, Jorgenson J. 2008 Never too late? Consequences of late birthdate for mass and survival of bighorn lambs. *Oecologia* **156**, 773–781. (doi:10.1007/s00442-008-1035-9)
42. Festa-Bianchet M, Jorgenson JT, Berube CH, Portier C, William DW. 1997 Body mass and survival of bighorn sheep. *Can. J. Zool.* **75**, 1372–1379.
43. Gaillard J-M, Festa-Bianchet M, Yoccoz NG. 1998 Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends Ecol. Evol.* **13**, 58–63. (doi:10.1016/S0169-5347(97)01237-8)
44. Martin JGA, Pelletier F. 2011 Measuring growth patterns in the field: effects of sampling regime and methods on standardized estimates. *Can. J. Zool.* **89**, 529–537. (doi:10.1139/z11-018)
45. Mantua NJ, Hare SR, Zhang Y, Wallace JM, Francis RC. 1997 A Pacific Interdecadal Climate Oscillation with Impacts on Salmon Production. *Bull. Am. Meteorol. Soc.* **78**, 1069–1079. (doi:10.1175/1520-0477)
46. Martin JGA, Festa-Bianchet M. 2010 Bighorn Ewes Transfer the Costs of Reproduction to Their Lambs. *Am. Nat.* **176**, 414–423. (doi:10.1086/656267)
47. R Development Core Team R. 2015 R: A Language and Environment for Statistical Computing. *R Found. Stat. Comput.* **1**, 409. (doi:10.1007/978-3-540-74686-7)
48. Johnson JA, Bellinger MR, Toepfer JE, Dunn P. 2004 Temporal changes in allele frequencies and low effective population size in greater prairie-chickens. *Mol. Ecol.* **13**, 2617–2630. (doi:10.1111/j.1365-294X.2004.02264.x)
49. Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S. 2015 Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *J. Stat. Softw.* **67**, 1–48. (doi:10.18637/jss.v067.i01)

50. Burnham KP, Anderson DR, Huyvaert KP. 2011 AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: Some background, observations, and comparisons. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **65**, 23–35. (doi:10.1007/s00265-010-1029-6)
51. Mazerolle MJ. 2017 AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c).
52. Gelman A. 2008 Scaling regression inputs by dividing by two standard deviations. *Stat. Med.* **27**, 2865–2873. (doi:10.1002/sim.3107)
53. Schielzeth H. 2010 Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods Ecol. Evol.* (doi:10.1111/j.2041-210X.2010.00012.x)
54. Nakagawa S, Schielzeth H. 2013 A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol. Evol.* **4**, 133–142. (doi:10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x)
55. Maruyama T, Fuerst PA. 1985 Population bottlenecks and nonequilibrium models in population genetics. II. number of alleles in a small population that was formed by a recent bottleneck. *Genetics* **III**, 675–689.
56. Coulson T, Gaillard J-M, Festa-Bianchet M. 2005 Decomposing the variation in population growth into contributions from multiple demographic rates. *J. Anim. Ecol.* **74**, 789–801. (doi:10.1111/j.1365-2656.2005.00975.x)
57. Gaillard J-M, Festa-Bianchet M, Yoccoz NG, Loison A, Toïgo C. 2000 Temporal Variation in Fitness Components and Population Dynamics of Large Herbivores. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **31**, 367–393. (doi:10.1146/annurev.ecolsys.31.1.367)
58. Weeks AR *et al.* 2011 Assessing the benefits and risks of translocations in changing environments: a genetic perspective. *Evol. Appl.* **4**, 709–725. (doi:10.1111/j.1752-4571.2011.00192.x)
59. Frankham R, Ballou JD, Eldridge MDB, Lacy RC, Ralls K, Dudash MR, Fenster CB. 2011 Predicting the Probability of Outbreeding Depression. *Conserv. Biol.* **25**, 465–475. (doi:10.1111/j.1523-1739.2011.01662.x)
60. Heber S, Varsani A, Kuhn S, Girg A, Kempenaers B, Briskie J. 2013 The genetic rescue of two bottlenecked South Island robin populations using translocations of inbred donors. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **280**, 20122228. (doi:10.1098/rspb.2012.2228)

61. Driscoll CC, Driscoll JG, Hazekamp C, Mitton JB, Wehausen JD. 2015 A tale of two markers: Population genetics of colorado rocky mountain bighorn sheep estimated from microsatellite and mitochondrial data. *J. Wildl. Manage.* **79**, 819–831. (doi:10.1002/jwmg.895)
62. Festa-Bianchet M, Lee R. 2009 Guns, Sheep, and Genes: When and Why Trophy Hunting May Be a Selective Pressure. In *Recreational Hunting, Conservation and Rural Livelihoods: Science and Practice* (eds HJ Dicksons, B Adams), pp. 94–107. London: Wiley-Blackwell.
63. Brewer CE, Bleich VC, Hosch-Hebdon T, McWhirter D, Rominger E, Wagner M, Wiedmann BP, Foster J. 2014 Bighorn Sheep : Conservation Challenges and Management Strategies for the 21st Century.
64. Hedrick PW, Fredrickson R. 2010 Genetic rescue guidelines with examples from Mexican wolves and Florida panthers. *Conserv. Genet.* **11**, 615–626. (doi:10.1007/s10592-009-9999-5)
65. Johnson WE *et al.* 2010 Genetic Restoration of the Florida Panther. *Science*. **329**, 1641–1645. (doi:10.1126/science.1192891)
66. Cassirer EF, Manlove KR, Plowright RK, Besser TE. 2017 Evidence for strain-specific immunity to pneumonia in bighorn sheep. *J. Wildl. Manage.* **81**, 133–143. (doi:10.1002/jwmg.21172)

3.9 Annexe

Electronic Supplementary Material

Genetic decline, restoration and rescue of an isolated ungulate population

Marc-Antoine Poirier, David Coltman, Jon Jorgenson and Marco Festa-Bianchet

S1. Genetic rescue analysis

Table S1.1 Predictor variables used in models shown in tables A2-A5.

Predictors	Description
HYBRID	Lamb hybridity status (categorical)
SEX	Lamb sex
BD	Lamb date of birth
MMS	Maternal mass in September
MMPF	Maternal mass the previous September
PRS	Maternal previous reproductive success
nwPDO	Next winter PDO
sPDO	Summer PDO
rPDO	Rut PDO

Table S1.2 Model selection summary for lamb birthdate ($n = 173$) at Ram Mountain, Alberta, Canada, 2003–2016. Number of estimated parameters (K), log-likelihood values ($\log L$), second-order Akaike's information criterion (AIC_c), difference in AIC_c from the best model in each set (ΔAIC_c), and Akaike weights (w_i). Best models ($\Delta AIC_c < 2$) are indicated in bold.

	K	$\log L$	AIC_c	ΔAIC_c	w_i
Model 5	6	-681.66	1375.83	0.00	0.25
Model 13	7	-680.69	1376.06	0.24	0.22
Model 11	7	-681.60	1377.87	2.04	0.09
Model 17	8	-680.55	1377.98	2.15	0.09
Model 6	8	-680.73	1378.34	2.52	0.07
Model 14	9	-679.71	1378.53	2.70	0.07
Model 9	6	-683.78	1380.07	4.24	0.03
Model 1	4	-685.92	1380.08	4.26	0.03
Model 2	5	-684.93	1380.21	4.38	0.03
Model 12	9	-680.69	1380.49	4.66	0.02
Model 18	10	-679.60	1380.57	4.74	0.02
Model 3	6	-684.40	1381.31	5.48	0.02
Model 10	8	-682.51	1381.90	6.07	0.01
Model 7	6	-684.70	1381.91	6.08	0.01
Model 15	7	-683.66	1382.01	6.18	0.01
Model 4	7	-683.70	1382.08	6.25	0.01
Model 8	8	-683.48	1383.85	8.02	0.00
Model 16	9	-682.40	1383.91	8.08	0.00

Model1 predictors: NULL
 Model2 predictors: HYBRID
 Model3 predictors: HYBRID + SEX
 Model4 predictors: HYBRID + SEX + HYBRID:SEX
 Model5 predictors: HYBRID + MMPF
 Model6 predictors: HYBRID + MMPF + HYBRID:SEX
 Model7 predictors: HYBRID + PRS
 Model8 predictors: HYBRID + PRS + HYBRID:SEX
 Model9 predictors: HYBRID + rPDO
 Model10 predictors: HYBRID + rPDO + HYBRID:SEX
 Model11 predictors: HYBRID + MMPF + PRS
 Model12 predictors: HYBRID + MMPF + PRS + HYBRID:SEX
 Model13 predictors: HYBRID + MMPF + rPDO

Model14 predictors: HYBRID + MMPF + rPDO + HYBRID:SEX
Model15 predictors: HYBRID + PRS + rPDO
Model16 predictors: HYBRID + PRS + rPDO + HYBRID:SEX
Model17 predictors: HYBRID + MMPF + PRS + rPDO
Model18 predictors: HYBRID + MMPF + PRS + rPDO + HYBRID:SEX

Table S1.3 Model selection summary for lamb mass in September ($n = 146$) at Ram Mountain, Alberta, Canada, 2003–2016. Number of estimated parameters (K), log-likelihood values ($\log L$), second-order Akaike's information criterion (AIC_c), difference in AIC_c from the best model in each set (ΔAIC_c), and Akaike weights (w_i). Best models ($\Delta AIC_c < 2$) are indicated in bold.

	K	$\log L$	AIC_c	ΔAIC_c	w_i
Model 11	8	-356.54	730.15	0.00	0.51
Model 12	9	-356.30	731.92	1.78	0.21
Model 17	9	-356.32	731.97	1.83	0.20
Model 18	10	-356.10	733.84	3.69	0.08
Model 5	7	-374.66	764.14	33.99	0.00
Model 6	8	-373.63	764.33	34.18	0.00
Model 13	8	-374.31	765.68	35.53	0.00
Model 14	9	-373.36	766.05	35.91	0.00
Model 7	7	-404.25	823.33	93.18	0.00
Model 8	8	-404.12	825.31	95.16	0.00
Model 15	8	-404.25	825.56	95.42	0.00
Model 16	9	-404.12	827.58	97.43	0.00
Model 3	6	-418.71	850.03	119.89	0.00
Model 1	4	-421.09	850.47	120.33	0.00
Model 4	7	-417.87	850.56	120.41	0.00
Model 2	5	-420.76	851.96	121.81	0.00
Model 9	7	-418.71	852.24	122.09	0.00
Model 10	8	-417.87	852.80	122.65	0.00

Model1 predictors: NULL
 Model2 predictors: HYBRID
 Model3 predictors: HYBRID + SEX
 Model4 predictors: HYBRID + SEX + HYBRID:SEX
 Model5 predictors: HYBRID + SEX + BD
 Model6 predictors: HYBRID + SEX + BD + HYBRID:SEX
 Model7 predictors: HYBRID + SEX + MMS
 Model8 predictors: HYBRID + SEX + MMS + HYBRID:SEX
 Model9 predictors: HYBRID + SEX + sPDO
 Model10 predictors: HYBRID + SEX + sPDO + HYBRID:SEX
 Model11 predictors: HYBRID + SEX + BD + MMS
 Model12 predictors: HYBRID + SEX + BD + MMS + HYBRID:SEX
 Model13 predictors: HYBRID + SEX + BD + sPDO

Model14 predictors: HYBRID + SEX + BD + sPDO + HYBRID:SEX
Model15 predictors: HYBRID + SEX + MMS + sPDO
Model16 predictors: HYBRID + SEX + MMS + sPDO + HYBRID:SEX
Model17 predictors: HYBRID + SEX + BD + MMS + sPDO
Model18 predictors: HYBRID + SEX + BD + MMS + sPDO + HYBRID:SEX

Table S1.4 Model selection summary for lamb summer mass gain ($n = 135$) at Ram Mountain, Alberta, Canada, 2003–2016. Number of estimated parameters (K), log-likelihood values ($\log L$), second-order Akaike's information criterion (AIC_c), difference in AIC_c from the best model in each set (ΔAIC_c), and Akaike weights (w_i). Best models ($\Delta AIC_c < 2$) are indicated in bold.

	K	$\log L$	AIC_c	ΔAIC_c	w_i
Model 11	8	-318.86	654.87	0.00	0.50
Model 17	9	-318.53	656.50	1.63	0.22
Model 12	9	-318.65	656.74	1.87	0.20
Model 18	10	-318.34	658.45	3.58	0.08
Model 5	7	-328.23	671.34	16.47	0.00
Model 6	8	-327.46	672.06	17.19	0.00
Model 13	8	-327.86	672.86	17.99	0.00
Model 7	7	-329.15	673.17	18.30	0.00
Model 14	9	-327.13	673.71	18.83	0.00
Model 15	8	-328.98	675.10	20.23	0.00
Model 8	8	-328.99	675.12	20.25	0.00
Model 16	9	-328.84	677.12	22.24	0.00
Model 3	6	-340.28	693.21	38.34	0.00
Model 4	7	-339.50	693.89	39.02	0.00
Model 9	7	-340.11	695.09	40.22	0.00
Model 10	8	-339.36	695.86	40.99	0.00
Model 1	4	-344.06	696.42	41.55	0.00
Model 2	5	-343.15	696.77	41.90	0.00

Model1 predictors: NULL
Model2 predictors: HYBRID
Model3 predictors: HYBRID + SEX
Model4 predictors: HYBRID + SEX + HYBRID:SEX
Model5 predictors: HYBRID + SEX + BD
Model6 predictors: HYBRID + SEX + BD + HYBRID:SEX
Model7 predictors: HYBRID + SEX + MMS
Model8 predictors: HYBRID + SEX + MMS + HYBRID:SEX
Model9 predictors: HYBRID + SEX + sPDO
Model10 predictors: HYBRID + SEX + sPDO + HYBRID:SEX
Model11 predictors: HYBRID + SEX + BD + MMS
Model12 predictors: HYBRID + SEX + BD + MMS + HYBRID:SEX
Model13 predictors: HYBRID + SEX + BD + sPDO

Model14 predictors: HYBRID + SEX + BD + sPDO + HYBRID:SEX
Model15 predictors: HYBRID + SEX + MMS + sPDO
Model16 predictors: HYBRID + SEX + MMS + sPDO + HYBRID:SEX
Model17 predictors: HYBRID + SEX + BD + MMS + sPDO
Model18 predictors: HYBRID + SEX + BD + MMS + sPDO + HYBRID:SEX

Table S1.5 Model selection summary for juvenile survival to 1 year ($n = 153$) at Ram Mountain, Alberta, Canada, 2003–2016. Number of estimated parameters (K), log-likelihood values ($\log L$), second-order Akaike's information criterion (AIC_c), difference in AIC_c from the best model in each set (ΔAIC_c), and Akaike weights (w_i). Best models ($\Delta AIC_c < 2$) are indicated in bold.

	K	$\log L$	AIC_c	ΔAIC_c	w_i
Model3	5	-99.06	208.53	0	0.18
Model2	4	-100.29	208.84	0.32	0.15
Model9	6	-98.27	209.11	0.59	0.13
Model4	6	-98.88	210.33	1.80	0.07
Model7	6	-98.96	210.49	1.96	0.07
Model1	3	-102.26	210.67	2.15	0.06
Model5	6	-99.06	210.69	2.17	0.06
Model15	7	-98.12	211.01	2.49	0.05
Model10	7	-98.18	211.13	2.61	0.05
Model13	7	-98.26	211.3	2.78	0.04
Model8	7	-98.73	212.24	3.71	0.03
Model6	7	-98.88	212.52	4.00	0.02
Model11	7	-98.95	212.67	4.15	0.02
Model16	8	-98.00	212.99	4.47	0.02
Model17	8	-98.1	213.2	4.68	0.02
Model14	8	-98.18	213.36	4.83	0.02
Model12	8	-98.73	214.46	5.94	0.01
Model18	9	-97.99	215.23	6.71	0.01

Model1 predictors: NULL
Model2 predictors: HYBRID
Model3 predictors: HYBRID + SEX
Model4 predictors: HYBRID + SEX + HYBRID:SEX
Model5 predictors: HYBRID + SEX + BD
Model6 predictors: HYBRID + SEX + BD + HYBRID:SEX
Model7 predictors: HYBRID + SEX + MMS
Model8 predictors: HYBRID + SEX + MMS + HYBRID:SEX
Model9 predictors: HYBRID + SEX + nwPDO
Model10 predictors: HYBRID + SEX + nwPDO + HYBRID:SEX
Model11 predictors: HYBRID + SEX + BD + MMS
Model12 predictors: HYBRID + SEX + BD + MMS + HYBRID:SEX
Model13 predictors: HYBRID + SEX + BD + nwPDO

Model14 predictors: HYBRID + SEX + BD + nwPDO + HYBRID:SEX
Model15 predictors: HYBRID + SEX + MMS + nwPDO
Model16 predictors: HYBRID + SEX + MMS + nwPDO + HYBRID:SEX
Model17 predictors: HYBRID + SEX + BD + MMS + nwPDO
Model18 predictors: HYBRID + SEX + BD + MMS + nwPDO + HYBRID:SEX

Table S1.6 Marginal and Conditional R^2 of the best models ($\Delta AIC_c < 2$) for tested fitness-related traits in bighorn lambs at Ram Mountain, Alberta, 2003-2016.

	K	AIC_c	ΔAIC_c	w_i	$Marginal R^2$	$Conditional R^2$
<i>Lamb birthdate</i>						
Model 5	6	1375.83	0.00	0.25	0.052	0.263
Model 13	7	1376.06	0.24	0.22	0.086	0.276
<i>Lamb mass in September</i>						
Model 11	8	730.15	0.00	0.51	0.586	0.745
Model 12	9	731.92	1.78	0.21	0.585	0.745
Model 17	9	731.97	1.83	0.20	0.586	0.744
<i>Lamb summer mass gain</i>						
Model 11	8	654.87	0.00	0.50	0.330	0.584
Model 17	9	656.50	1.63	0.22	0.333	0.586
Model 12	9	656.74	1.87	0.20	0.330	0.581
<i>Survival to 1 year</i>						
Model3	5	208.53	0.00	0.18	0.064	0.124
Model2	4	208.84	0.32	0.15	0.040	0.105
Model9	6	209.11	0.59	0.13	0.077	0.095
Model4	6	210.33	1.80	0.07	0.064	0.125
Model7	6	210.49	1.96	0.07	0.067	0.115

S2. Effect of the sex of the translocated parent on first generation hybrid lambs

Table S2.1 Predictor variables used in models shown in tables S2.2-S2.5.

Predictors	Description
P_SEX	Sex of translocated parent of hybrid lambs
L_SEX	Lamb sex
BD	Lamb date of birth
MMS	Maternal mass in September
MMPF	Maternal mass the previous September
nwPDO	Next winter PDO
sPDO	Summer PDO
rPDO	Rut PDO

Table S2.2 Model selection summary for birthdate of hybrid lambs ($n = 46$) at Ram Mountain, Alberta, Canada, 2003–2016. Models are derived from models with $\Delta AIC_c < 2$ presented in table S1.2. Number of estimated parameters (K), log-likelihood values ($\log L$), second-order Akaike's information criterion (AIC_c), difference in AIC_c from the best model in each set (ΔAIC_c), and Akaike weights (w_i).

	K	$\log L$	AIC_c	ΔAIC_c	w_i
Model 1	6	-193.80	401.74	0.00	0.79
Model 2	7	-193.75	404.45	2.70	0.21

Model1 predictors: P_SEX + MMPF

Model2 predictors: P_SEX + MMPF + rPDO

Table S2.3 Model selection summary for mass in September for hybrid lambs ($n = 38$) at Ram Mountain, Alberta, Canada, 2003–2016. Models are derived from models with $\Delta AIC_c < 2$ presented in table S1.3. Number of estimated parameters (K), log-likelihood values ($\log L$), second-order Akaike's information criterion (AIC_c), difference in AIC_c from the best model in each set (ΔAIC_c), and Akaike weights (w_i).

	K	$\log L$	AIC_c	ΔAIC_c	w_i
Model 1	8	-86.17	193.31	0.00	0.72
Model 2	9	-86.03	196.49	3.18	0.15
Model 3	9	-86.14	196.70	3.39	0.13

Model11 predictors: P_SEX + L_SEX + BD + MMS

Model12 predictors: P_SEX + L_SEX + BD + MMS + P_SEX:L_SEX

Model17 predictors: P_SEX + L_SEX + BD + MMS + sPDO

Table S2.4 Model selection summary for summer mass gain of hybrid lambs at Ram Mountain, Alberta, Canada, 2003–2016. Models are derived from models with $\Delta AIC_c < 2$ presented in table S1.4. Number of estimated parameters (K), log-likelihood values ($\log L$), second-order Akaike's information criterion (AIC_c), difference in AIC_c from the best model in each set (ΔAIC_c), and Akaike weights (w_i).

	K	$\log L$	AIC_c	ΔAIC_c	w_i
Model 1	8	-67.17	156.61	0.00	0.66
Model 2	9	-66.42	159.03	2.42	0.20
Model 3	9	-66.76	159.71	3.10	0.14

Model11 predictors: P_SEX + L_SEX + BD + MMS

Model12 predictors: P_SEX + L_SEX + BD + MMS + P_SEX:L_SEX

Model17 predictors: P_SEX + L_SEX + BD + MMS + sPDO

Table S2.5 Model selection summary for overwinter survival of hybrid lambs at Ram Mountain, Alberta, Canada, 2003–2016. Models are derived from models with $\Delta AIC_c < 2$ presented in table S1.5. Number of estimated parameters (K), log-likelihood values ($\log L$), second-order Akaike's information criterion (AIC_c), difference in AIC_c from the best model in each set (ΔAIC_c), and Akaike weights (w_i).

	K	$\log L$	AIC_c	ΔAIC_c	w_i
Model1	4	-19.55	48.44	0	0.60
Model2	5	-19.48	51.04	2.59	0.16
Model5	6	-18.10	51.20	2.75	0.15
Model4	6	-19.43	53.85	5.41	0.04
Model3	6	-19.43	53.86	5.42	0.04

Model1 predictors: P_SEX

Model2 predictors: P_SEX + L_SEX

Model3 predictors: P_SEX + L_SEX + P_SEX: L_SEX

Model4 predictors: P_SEX + L_SEX + MMS

Model5 predictors: P_SEX + L_SEX + nwPDO

Table S2.6 Model-averaged estimates of the effect of sex of the translocated parent for four fitness-related traits of bighorn sheep first generation ‘hybrid’ lambs on Ram Mountain, Alberta, 2003-2016. Males were used as reference for sex of translocated parent. Models used had $\Delta AIC < 2$ in analyses presented in tables S1.2-S1.5. Sample sizes varied between models because of gaps in the data.

	Estimates	95% CI	
Birthdate^b (<i>n</i> = 46)			
Sex of translated parent	9.72	- 0.31	19.74
Lamb mass in September^b (<i>n</i> = 38)			
Sex of translated parent	1.17	- 0.45	2.79
Lamb mass gain^b (<i>n</i> = 32)			
Sex of translated parent	0.67	- 0.70	2.04
Survival to 1 year^a (<i>n</i> = 35)			
Sex of translated parent	0.70	- 1.93	3.33

CHAPITRE 4

DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION

4.1 Discussion générale

4.1.1. Retour sur le chapitre 2 : « Intégration sociale et acclimatation de mouflons d'Amérique relocalisés »

4.1.1.1 Retour sur les résultats

Dans ce chapitre, j'ai cherché à quantifier l'intégration sociale au sein de la population résidente et l'acclimatation à un nouvel environnement de mouflons relocalisés à des fins de conservation. Pour ce faire, j'ai utilisé des mesures précises pour évaluer la socialité, le comportement et la morphologie post-libération des mouflons relocalisés. En juin 2015, 2-3 mois après leur relocalisation à Ram Mountain, les mouflons relocalisés n'étaient pas intégrés à la population locale. J'ai détecté une assimilation progressive des mouflons relocalisés dans la population locale grâce à une centralité accrue à l'intérieur des réseaux sociaux et à une diminution de l'évitement des résidents. Les mouflons déplacés ont passé plus de temps en vigilance et ont augmenté leur vigilance lorsqu'ils formaient des groupes avec un plus grand nombre de résidents locaux. Parallèlement à l'intégration sociale des mouflons relocalisés, j'ai également observé des taux plus élevés d'agressions reçues pour les migrants artificiels. Les mouflons déplacés ont accumulé 19% moins de masse que les résidents pendant le premier été suivant leur translocation. Les femelles relocalisées n'ont mis bas qu'à la troisième année suivant leur translocation. En somme, Mes résultats suggèrent que les mouflons relocalisés ont besoin d'au

moins un an pour s'habituer à leur nouvel environnement et s'intégrer socialement à la population locale.

4.1.1.2 Discussion

À ma connaissance, les processus d'acclimatation n'ont que rarement été quantifiés à l'aide d'une approche intégrée favorisant l'utilisation de multiples variables (Pinter-Wollman et al., 2009a). Utilisant des données moins précises et fortement basées sur l'utilisation spatiale des individus déplacés, Scillitani et al. (2012) ont suggéré que l'habituation de bouquetins des Alpes (*Capra ibex ibex*) relocalisés à leur nouvel environnement a nécessité un à deux ans. Cette étude récente demeure, à ce jour, la seule à avoir traité du processus d'acclimatation d'ongulés relocalisés à l'aide d'une approche considérant les comportements sociaux. Chez le mouflon d'Amérique, le processus d'acclimatation d'individus relocalisés a récemment été étudié lors de programmes de translocation (Clapp et al., 2014). Utilisant un seuil arbitraire du taux de déplacements quotidiens des individus, Clapp et al. (2014) suggèrent que la période d'acclimatation post-libération se situe autour de 29-30 jours et que cette période d'habituation diminue lorsque des résidents sont présents dans l'environnement où les individus sont libérés. Mes résultats suggèrent toutefois que ces estimations sont trop courtes et que le temps nécessaire pour l'acclimatation se rapproche plutôt des observations de Scillitani et al., (2012). Cependant, ces différences importantes montrent, à mon avis, le manque de consensus quant à la définition d'« acclimatation » et l'inconstance des moyens utilisés pour la quantifier. En effet, à ce jour, l'acclimatation a été estimée à partir de la distance de dispersion (Bradley et al., 2012), de l'utilisation de l'espace (Bennett et al., 2012), de la fréquence des déplacements (Clapp et al., 2014), de la formation des groupes (Scillitani et al., 2012), et enfin du succès reproducteur et de la survie (Shier et Swaisgood, 2012). Ces différents moyens de quantifier l'acclimatation entraînent manifestement des estimations de durées fort distinctes. Une définition plus stricte et

claire du terme « acclimatation » faciliterait la comparaison entre les études et favoriserait la compréhension du processus même.

De son côté, le processus temporel d'intégration sociale n'a, à ma connaissance, jamais été quantifié à l'aide d'analyse par réseaux sociaux auparavant. La méthode des réseaux sociaux a servi à quantifier l'intégration d'éléphants d'Afrique (*Loxodonta africana*; Pinter-Wollman et al. 2009b). Toutefois, les éléphants relocalisés ont été aperçus seulement 4,5 fois en moyenne dans l'année suivant leur translocation, limitant ainsi la qualité des analyses et empêchant un examen temporel adéquat. En comparaison, dans le cadre de mon étude, nous avons réalisé, en moyenne, 50 observations par individus relocalisés dans les six premiers mois et au total, près de 90 observations par individus relocalisés lors des deux premières années suivant leur relocalisation. Les observations quotidiennes à Ram Mountain ont permis une première analyse détaillée et temporelle des réseaux sociaux dans une population suite à une translocation. L'analyse temporelle de la centralité, combiné aux tests de préférence et d'évitement d'associations ont permis, à mon avis, de faire un portrait précis du processus d'intégration sociale des mouflons relocalisés à Ram Mountain. L'examen des réseaux sociaux est un outil qui permet d'effectuer de nombreuses analyses. Les résultats présentés ici ne représentent donc pas la totalité des analyses possibles. C'est également un outil qui se développe rapidement (Farine, 2013; Farine et Whitehead, 2015) et dont l'intégration à des enjeux de gestion de population pourrait certainement améliorer les pratiques liées à la conservation de la faune dans le futur (Snijders et al., 2017).

4.1.1.3 Perspectives futures

Bien que les aspects sociaux et comportementaux de cette étude ne concernent que neuf individus relocalisés, cette taille d'échantillon est représentative des nombres recommandés

pour atténuer le déclin, du moins génétique, des populations de taille similaire à celle de Ram Mountain (Hedrick, 1995). De plus, le fait que les processus d'acclimatation et d'intégration coïncident avec un gain de masse moins important pour les individus relocalisés suggère que les résultats comportementaux sont d'une importance biologique significative. Il sera néanmoins nécessaire de répéter ce type de suivi avec plus d'individus et avec un plus grand nombre de translocations. De même, il faudra évaluer ces processus chez d'autres espèces afin de déterminer si les résultats obtenus à Ram Mountain sont indicatifs de l'intégration et de l'acclimatation des grands mammifères relocalisés, et ce dans différents écosystèmes. Cette étude présente néanmoins de nouvelles avenues de recherche qui, à ma connaissance, n'ont pas été explorées. Par exemple, l'augmentation de la vigilance des individus relocalisés en présence de résidents suggère que la vigilance sociale, et potentiellement la crainte d'interactions agressives, peut jouer un rôle important dans le processus d'intégration des migrants artificiels. Une autre avenue potentielle serait d'analyser l'intégration sociale des individus à l'aide de méthodes nouvellement développée permettant l'étude des réseaux sociaux dynamiques (Fisher et al., 2017). De plus, il serait intéressant de déterminer l'effet des translocations sur les interactions sociales des individus résidents de Ram Mountain. Ce type d'analyse n'a, à ma connaissance, jamais été réalisé dans le cadre d'un programme de renforcement en milieu naturel et permettrait de comprendre les impacts que peuvent avoir les translocations sur la population locale (Snijders et al., 2017). L'étude présentée ici représente néanmoins l'une des premières quantifications empiriques des processus d'intégration sociale et d'acclimatation temporelle pour un programme de renforcement de population. Mon projet augmente ainsi considérablement notre compréhension des processus post-libérations et devrait guider les gestionnaires dans leurs décisions reliées aux translocations de la grande faune.

4.1.2. Retour sur le chapitre 3 : « Déclin, restauration et rescousse génétique d'une population isolée d'ongulés »

4.1.2.1 Retour sur les résultats

Dans ce chapitre, j'ai voulu déterminer l'efficacité de la translocation comme outil de restauration et de rescousse génétique d'une population affectée par une dépression consanguine. À l'aide de paramètres démographiques et génétiques détaillés de la population, j'ai documenté le déclin, la restauration et la rescousse génétique de la population de Ram Mountain sur quatre générations. Le goulot d'étranglement démographique a entraîné une perte d'hétérozygotie et de diversité allélique de 6,0 et 9,8%, respectivement, sur deux générations. Après l'ajout de mouflons provenant d'une autre population, les agneaux descendants de mouflons relocalisés étaient significativement plus lourds au sevrage et avaient une survie plus élevée à l'âge d'un an par rapport aux agneaux non-hybrides. L'hétérozygotie et la diversité allélique à l'échelle de la population ont augmenté de 3,6 à 12,4% après deux générations grâce à l'ajout de 20 nouveaux allèles provenant d'individus importés. Je n'ai trouvé aucune évidence de dépression hybride ou de perte importante des gènes locaux après les translocations. Cette étude est un rare exemple de suivi temporel démographique et génétique d'une population naturelle pendant son déclin et son rétablissement. Une intervention rapide suite au goulot d'étranglement démographique a permis la restauration et la rescousse génétique de cette population, ce qui a probablement empêché d'autres pertes aux niveaux génétique et démographique. Les résultats de cette étude appuient une littérature croissante en faveur de la rescousse génétique en tant qu'outil de conservation en milieu naturel.

4.1.2.2 Discussion

Contrairement aux processus d'intégration et d'acclimatation, la génétique des populations et la génétique de la conservation ont une base théorique solide, ce qui permet de comparer les résultats obtenus dans le cadre de mon projet aux prédictions de la génétique des populations. Comme le prédit la théorie de la dérive génétique (Frankham et al., 2002; Nei et al., 1975), la diminution drastique de 83% de la taille de la population sur deux générations a entraîné une diminution significative de la diversité génétique à Ram Mountain. Comme attendu, également, la réduction de la diversité allélique était plus rapide que la diminution en hétérozygotie, indiquant une signature génétique du goulot d'étranglement (Maruyama et Fuerst, 1985; Nei et al., 1975). La restauration génétique de la population concorde avec les prédictions génétiques par un retour aux valeurs pré-déclin en deux générations (Frankham et al., 2002). Similairement, la masse au sevrage et la probabilité de survie supérieure des agneaux hybrides vont dans le même sens que plusieurs résultats obtenus chez d'autres espèces suggérant que l'ajout de nouveaux allèles a généralement pour effet d'augmenter la valeur adaptative des individus issus de croisement hybride (Heber et al., 2013; Hogg et al., 2006; Whiteley et al., 2015).

Un bagage croissant d'évidences appuie l'utilisation de la rescousse génétique comme outil pour atténuer les effets néfastes des dépressions consanguines (Frankham, 2015, 2016). Des études ont maintenant été réalisées sur plusieurs espèces et dans différentes populations animales, dont la population de mouflons d'Amérique du National Bison Range, au Montana (NBR; Hogg et al., 2006). Contrairement à la population du NBR, la population de Ram Mountain est naturelle et n'est pas clôturée. Également, en comparaison, mon étude s'est aussi attardée au déclin génétique de la population. Toutefois, Hogg et al. (2006) ont pu analyser les effets de la rescousse génétique sur les phénotypes adultes, ce qui fut impossible dans le cadre de mon projet en raison de la taille d'échantillon. J'ai néanmoins eu l'opportunité de tester l'effet de la rescousse génétique dans une population touchée par une dépression consanguine

affectant qu'un seul sexe (Rioux-Paquette et al., 2011). Selon mes résultats, l'effet positifs des croisements n'a pas affecté les sexes différemment dans tous les traits testés. De plus, les agneaux hybrides des deux sexes avaient une meilleure valeur adaptative par rapport aux agneaux non hybrides, quel que soit le sexe du parent migrant.

4.1.2.3 Perspectives futures

Du point de vue génétique, démographique et morphologique, mon projet ouvre la voie à de multiples analyses sur les conséquences des translocations à Ram Mountain. Il serait intéressant de déterminer si les changements observés au niveau des marqueurs génétiques neutres se reflètent au niveau de la génétique quantitative fonctionnelle (Wright et al., 2014). Aussi, il sera utile de déterminer si les gains en valeur adaptative observés chez les juvéniles se répercutent dans leur vie adulte, au niveau de leur croissance, succès reproducteur et survie. De plus, il serait intéressant d'explorer les rôles relatifs de la vigueur hybride et de l'évolution adaptative dans la rescousse génétique de la population (Whiteley et al., 2015). On pourrait également quantifier les rôles relatifs de l'ajout de nouveaux allèles et de l'apport strictement démographique d'individus pour expliquer l'apparent rétablissement démographique suivant les translocations (Hufbauer et al., 2015). D'une part, les femelles relocalisées peuvent participer directement à la croissance de la population par la production d'agneaux indépendamment des effets de la rescousse génétique. D'autre part, les femelles résidentes et relocalisées peuvent produire des jeunes hybrides ayant une meilleure valeur adaptative, participant ainsi à la croissance de la population. Ainsi, on pourrait déterminer si l'apport génétique augmente la croissance de la population au-delà de ce qui peut être attribué à la simple contribution démographique des immigrants. Parallèlement, on devrait déterminer les rôles qu'ont pu jouer l'environnement, la prédation et les effets cohortes dans le rétablissement de la population, puis comparer leur taille d'effet aux effets génétiques et démographiques des translocations. Une autre avenue de recherche serait de déterminer si l'apport génétique de ces

translocations permettra le rétablissement des valeurs de croisement de la taille des cornes affectées par la chasse au trophée (Pigeon et al., 2016). Enfin, il pourrait être intéressant de comparer, plus en détails, les changements génétiques observés à Ram Mountain aux différentes hypothèses de la génétique des populations et de la génétique de la conservation. Cela permettrait de déterminer si, par exemple, avec des données empiriques précises, les tests de détection de goulot d'étranglement sont efficaces en milieu naturel (Cornuet et Luikart, 1996). Cette étude a néanmoins permis des avancées intéressantes dans l'étude de la rescousse par l'entremise, entre autres, d'un premier suivi réalisé dans une population affectée par une dépression consanguine sexe-spécifique. Mes résultats fournissent des évidences supplémentaires en faveur de l'utilisation de la rescousse génétique dans les populations naturelles et suggèrent que les translocations ont favorisé, au moins à court terme, la persistance de la population de Ram Mountain.

4.2 Conclusion

En conclusion, mon projet a permis plusieurs avancées en biologie de la conservation. D'abord, j'ai décrit de façon précise l'intégration sociale et l'acclimatation de grands mammifères déplacés lors de translocations, ce qui a rarement été réalisé jusqu'à maintenant (Pinter-Wollman et al., 2009a; Snijders et al., 2017). Pour ce faire, j'ai appliqué une méthode d'analyse récente et utilisé une approche intégrée afin de quantifier les processus post-libérations dans la population à l'étude. Ensuite, grâce à des données à long terme de qualité, j'ai analysé le déclin et le rétablissement d'une population sauvage suite à un important goulot d'étranglement et à un programme de renforcement. Pour ce faire, j'ai utilisé les données à ma disposition afin de décrire précisément le déclin, la restauration et la rescousse génétique dans la population sauvage de Ram Mountain. Ainsi, j'ai atteint les objectifs spécifiques à mon projet de recherche. Dans l'ensemble, mon étude a des répercussions évidentes au niveau de la conservation et à la gestion de populations de grands mammifères. Mon projet montre que le suivi post-

translocation des individus relocalisés et des populations ciblées, autant au niveau comportemental que génétique, peut fournir des indices sur le succès ou l'échec des programmes de renforcement. L'utilisation d'une approche intégrée combinant différentes composantes de la translocation est une avenue prometteuse pour l'étude des translocations en milieu naturel.

L'aire de répartition du mouflon d'Amérique a considérablement diminué depuis le XXe siècle, isolant plusieurs populations en Amérique du Nord (Brewer et al., 2014). La chasse au trophée du bédard reste néanmoins à ce jour une activité socio-économique majeure (Festa-Bianchet et Lee, 2009). Par conséquent, les translocations de mouflons sont fréquemment utilisées à la fois pour rétablir des populations chassées et des populations en péril (Brewer et al., 2014). Les résultats présentés ici devraient donc être pris en compte lors de la mise en place de programme de renforcement de population de mouflons d'Amérique et d'espèces similaires. Ces résultats peuvent s'appliquer tant aux populations chassées qu'aux populations en péril. Cependant, malgré les impacts positifs des translocations observés à Ram Mountain, la viabilité à long terme de cette population et de populations isolées ne peut être garantie que si les circonstances qui ont conduit à leur déclin sont renversées.

BIBLIOGRAPHIE

- Allendorf, F.W. (1986). Genetic drift and the loss of alleles versus heterozygosity. *Zoo Biol.* 5, 181–190.
- Aplin, L.M., Farine, D.R., Morand-Ferron, J., and Sheldon, B.C. (2012). Social networks predict patch discovery in a wild population of songbirds. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 279, 4199–4205.
- Armstrong, D., and Seddon, P. (2008). Directions in reintroduction biology. *Trends Ecol. Evol.* 23, 20–25.
- Bangs, E.E., and Fritts, S.H. (1996). Reintroducing the gray wolf to central Idaho and Yellowstone National Park. *Wildl. Soc. Bull.* 24, 402–413.
- Bennett, V.A., Doerr, V.A.J., Doerr, E.D., Manning, A.D., Lindenmayer, D.B., and Yoon, H.-J. (2012). Habitat Selection and Post-Release Movement of Reintroduced Brown Treecreeper Individuals in Restored Temperate Woodland. *PLoS One* 7, e50612.
- Blanchard, P. (2005). On lactation and rumination in bighorn ewes (*Ovis canadensis*). *J. Zool.* 265, 107–112.
- Bonnie, K.E., and Earley, R.L. (2007). Expanding the scope for social information use. *Anim. Behav.* 74, 171–181.
- Bradley, D.W., Molles, L.E., Valderrama, S. V., King, S., and Waas, J.R. (2012). Factors affecting post-release dispersal, mortality, and territory settlement of endangered kokako translocated from two distinct song neighborhoods. *Biol. Conserv.* 147, 79–86.
- Brewer, C.E., Bleich, V.C., Hosch-Hebdon, T., McWhirter, D., Rominger, E., Wagner, M., Wiedmann, B.P., and Foster, J. (2014). Bighorn Sheep : Conservation Challenges and Management Strategies for the 21st Century (Cheyenne, Wyoming, USA: Wild Sheep Working Group, Western Association of Fish and Wildlife Agencies).
- Brichieri-Colombi, T.A., and Moehrenschrager, A. (2016). Alignment of threat, effort, and perceived success in North American conservation translocations. *Conserv. Biol.* 30, 1159–1172.
- Broquet, T., Angelone, S., Jaquiere, J., Joly, P., Lena, J.-P., Lengage, T., Plenet, S., Luquet, E., and Perrin, N. (2010). Genetic Bottlenecks Driven by Population Disconnection. *Conserv. Biol.* 24, 1596–1605.

- Cassirer, E.F., and Sinclair, A.R.E. (2007). Dynamics of Pneumonia in a Bighorn Sheep Metapopulation. *J. Wildl. Manage.* 71, 1080–1088.
- Champagnon, J., Elmberg, J., Guillemain, M., Gauthier-Clerc, M., and Lebreton, J.-D. (2012). Conspecifics can be aliens too: A review of effects of restocking practices in vertebrates. *J. Nat. Conserv.* 20, 231–241.
- Chapman, J.R., Nakagawa, S., Coltman, D.W., Slate, J., and Sheldon, B.C. (2009). A quantitative review of heterozygosity-fitness correlations in animal populations. *Mol. Ecol.* 18, 2746–2765.
- Charlesworth, D., and Willis, J.H. (2009). The genetics of inbreeding depression. *Nat. Rev. Genet.* 10, 783–796.
- Charpentier, M., Setchell, J.M., Prugnolle, F., Knapp, L.A., Wickings, E.J., Peignot, P., and Hossaert-McKey, M. (2005). Genetic diversity and reproductive success in mandrills (*Mandrillus sphinx*). *Proc. Natl. Acad. Sci.* 102, 16723–16728.
- Clapp, J.G., Beck, J.L., and Gerow, K.G. (2014). Post-release acclimation of translocated low-elevation, non-migratory bighorn sheep. *Wildl. Soc. Bull.* 38, 657–663.
- Coltman, D.W., Festa-Bianchet, M., Jorgenson, J.T., and Strobeck, C. (2002). Age-dependent sexual selection in bighorn rams. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 269, 165–172.
- Cornuet, J.M., and Luikart, G. (1996). Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics* 144, 2001–2014.
- Crnokrak, P., and Roff, D. a (1999). Inbreeding depression in the wild. *Heredity (Edinb)*. 83, 260–270.
- Cunningham, A.A. (1996). Disease Risks of Wildlife Translocations. *Conserv. Biol.* 10, 349–353.
- Danchin, E., Giraldeau, L.-A., Valone, T.J., and Wagner, R.H. (2004). Public Information: From Nosy Neighbors to Cultural Evolution. *Science*. 305, 487–491.
- Daszak, P. (2000). Emerging Infectious Diseases of Wildlife - Threats to Biodiversity and Human Health. *Science*. 287, 443–449.
- Dickens, M.J., Delehanty, D.J., and Michael Romero, L. (2010). Stress: An inevitable component of animal translocation. *Biol. Conserv.* 143, 1329–1341.
- Douhard, M., Festa-Bianchet, M., Coltman, D.W., and Pelletier, F. (2016). Paternal reproductive success drives sex allocation in a wild mammal. *Evolution*. 70, 358–368.

- Edmands, S. (1999). Heterosis and Outbreeding Depression in Interpopulation Crosses Spanning a Wide Range of Divergence. *Evolution*. 53, 1757.
- Edmands, S. (2007). Between a rock and a hard place: evaluating the relative risks of inbreeding and outbreeding for conservation and management. *Mol. Ecol.* 16, 463–475.
- Farine, D.R. (2013). Animal social network inference and permutations for ecologists in R using asnipe. *Methods Ecol. Evol.* 4, 1187–1194.
- Farine, D.R., and Whitehead, H. (2015). Constructing, conducting and interpreting animal social network analysis. *J. Anim. Ecol.* 84, 1144–1163.
- Favre, M., Martin, J.G.A., and Festa-Bianchet, M. (2008). Determinants and life-history consequences of social dominance in bighorn ewes. *Anim. Behav.* 76, 1373–1380.
- Feder, C., Martin, J.G.A., Festa-Bianchet, M., Bérubé, C., and Jorgenson, J. (2008). Never too late? Consequences of late birthdate for mass and survival of bighorn lambs. *Oecologia* 156, 773–781.
- Festa-Bianchet, M. (1988). Nursing behaviour of bighorn sheep: correlates of ewe age, parasitism, lamb age, birthdate and sex. *Anim. Behav.* 36, 1445–1454.
- Festa-Bianchet, M. (1991). The social system of bighorn sheep: grouping patterns, kinship and female dominance rank. *Anim. Behav.* 42, 71–82.
- Festa-Bianchet, M. (1998). Condition-dependent reproductive success in bighorn ewes. *Ecol. Lett.* 1, 91–94.
- Festa-Bianchet, M., and Jorgenson, J.T. (1998). Selfish mothers: reproductive expenditure and resource availability in bighorn ewes. *Behav. Ecol.* 9, 144–150.
- Festa-Bianchet, M., and King, W.J. (2007). Age-related reproductive effort in bighorn sheep ewes. *Ecoscience* 14, 318.
- Festa-Bianchet, M., and Lee, R. (2009). Guns, Sheep, and Genes: When and Why Trophy Hunting May Be a Selective Pressure. In *Recreational Hunting, Conservation and Rural Livelihoods: Science and Practice*, H.J. Dicksons, and B. Adams, eds. (London: Wiley-Blackwell), pp. 94–107.
- Festa-Bianchet, M., Jorgenson, J.T., Lucherini, M., and Wishart, W.D. (1995). Life History Consequences of Variation in Age of Primiparity in Bighorn Ewes. *Ecology* 76, 871–881.
- Festa-Bianchet, M., Jorgenson, J.T., Bérubé, C.H., Portier, C., and William, D.W. (1997). Body mass and survival of bighorn sheep. *Can. J. Zool.* 75, 1372–1379.

- Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.M., and Côté, S. (2003). Variable age structure and apparent density-dependence in survival of adult ungulates. *J. Anim. Ecol.* 72, 640–649.
- Festa-Bianchet, M., Coulson, T., Gaillard, J.-M., Hogg, J.T., and Pelletier, F. (2006). Stochastic predation events and population persistence in bighorn sheep. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 273, 1537–1543.
- Fischer, J., and Lindenmayer, D.B. (2000). An assessment of the published results of animal relocations. *Biol. Conserv.* 96, 1–11.
- Fisher, D.N., Ilany, A., Silk, M.J., and Tregenza, T. (2017). Analysing animal social network dynamics: the potential of stochastic actor-oriented models. *J. Anim. Ecol.* 86, 202–212.
- Frankham, R. (2015). Genetic rescue of small inbred populations: meta-analysis reveals large and consistent benefits of gene flow. *Mol. Ecol.* 24, 2610–2618.
- Frankham, R. (2016). Genetic rescue benefits persist to at least the F3 generation, based on a meta-analysis. *Biol. Conserv.* 195, 33–36.
- Frankham, R., Briscoe, D.A., and Ballou, J.D. (2002). *Introduction to conservation genetics* (Cambridge university press).
- Frankham, R., Ballou, J.D., Eldridge, M.D.B., Lacy, R.C., Ralls, K., Dudash, M.R., and Fenster, C.B. (2011). Predicting the Probability of Outbreeding Depression. *Conserv. Biol.* 25, 465–475.
- Fritts, S.H., Bangs, E.E., Fontaine, J. a, Johnson, M.R., Phillips, M.K., Koch, E.D., and Gunson, J.R. (1997). Planning and Implementing a Reintroduction of Wolves to Yellowstone National Park and Central Idaho. *Restor. Ecol.* 5, 7–27.
- Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N.G., Loison, A., and Toïgo, C. (2000). Temporal Variation in Fitness Components and Population Dynamics of Large Herbivores. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31, 367–393.
- Griffin, A.S. (2004). Social learning about predators: a review and prospectus. *Anim. Learn. Behav.* 32, 131–140.
- Griffith, B., Scott, J.M., Carpenter, J.W., and Reed, C. (1989). Translocation as a Species Conservation Tool: Status and Strategy. *Science.* 245, 477–480.
- Grueber, C.E., Wallis, G.P., and Jamieson, I.G. (2008). Heterozygosity-fitness correlations and their relevance to studies on inbreeding depression in threatened species. *Mol. Ecol.* 17, 3978–3984.

Gusset, M., Slotow, R., and Somers, M.J. (2006). Divided we fail: the importance of social integration for the re-introduction of endangered African wild dogs (*Lycaon pictus*). *J. Zool.* 270, 502–511.

Heber, S., Varsani, A., Kuhn, S., Girg, A., Kempenaers, B., and Briskie, J. (2013). The genetic rescue of two bottlenecked South Island robin populations using translocations of inbred donors. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 280, 20122228.

Hedrick, P.W. (1995). Gene Flow and Genetic Restoration: The Florida Panther as a Case Study. *Conserv. Biol.* 9, 996–1007.

Hedrick, P.W., and Fredrickson, R. (2010). Genetic rescue guidelines with examples from Mexican wolves and Florida panthers. *Conserv. Genet.* 11, 615–626.

Hogg, J.T., and Forbes, S.H. (1997). Mating in bighorn sheep: Frequent male reproduction via a high-risk “unconventional” tactic. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 41, 33–48.

Hogg, J.T., Forbes, S.H., Steele, B.M., and Luikart, G. (2006). Genetic rescue of an insular population of large mammals. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 273, 1491–1499.

Hufbauer, R.A., Szűcs, M., Kasyon, E., Youngberg, C., Koontz, M.J., Richards, C., Tuff, T., and Melbourne, B.A. (2015). Three types of rescue can avert extinction in a changing environment. *PNAS.* 112. 10557–10562.

Hunter, D.O., Britz, T., Jones, M., and Letnic, M. (2015). Reintroduction of Tasmanian devils to mainland Australia can restore top-down control in ecosystems where dingoes have been extirpated. *Biol. Conserv.* 191, 428–435.

IUCN (1987). Position Statement on the Translocation of Living Organisms: Introductions, Re-introductions, and Re-stocking (Gland, Switzerland).

IUCN (2013). Guidelines for reintroductions and other conservation translocations. (Gland, Switzerland).

Jorgenson, J.T., Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.-M., and Wishart, W.D. (1997). Effects of age, sex, disease, and density on survival of bighorn sheep. *Ecology* 78, 1019–1032.

Keller, L.F., and Waller, D.M. (2002). Inbreeding effects in wild populations. *Trends Ecol. Evol.* 17, 230–241.

Kokko, H., Chaturvedi, A., Croll, D., Fischer, M.C., Guillaume, F., Karrenberg, S., Kerr, B., Rolshausen, G., and Stapley, J. (2017). Can Evolution Supply What Ecology Demands? *Trends Ecol. Evol.* 32, 187–197.

- Krause, J., Croft, D.P., and James, R. (2007). Social network theory in the behavioural sciences: Potential applications. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 62, 15–27.
- Leberg, P.L. (1992). Effects of Population Bottlenecks on Genetic Diversity as Measured by Allozyme Electrophoresis. *Evolution*. 46, 477-494.
- Letty, J., Marchandeu, S., and Aubineau, J. (2007). Problems encountered by individuals in animal translocations: Lessons from field studies. *Ecoscience* 14, 420–431.
- Lima, S.L. (1995). Back to the basics of anti-predatory vigilance: the group-size effect. *Anim. Behav.* 49, 11–20.
- Lima, S.L., and Dill, L.M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.* 68, 619–640.
- Linklater, W.L., Adcock, K., du Preez, P., Swaisgood, R.R., Law, P.R., Knight, M.H., Gedir, J. V., and Kerley, G.I.H. (2011). Guidelines for large herbivore translocation simplified: black rhinoceros case study. *J. Appl. Ecol.* 48, 493–502.
- Manlove, K.R., Cassirer, E.F., Cross, P.C., Plowright, R.K., and Hudson, P.J. (2014). Costs and benefits of group living with disease : a case study of pneumonia in bighorn lambs (*Ovis canadensis*). *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 281: 20142331.
- Martin, J.G.A., and Festa-Bianchet, M. (2010). Bighorn Ewes Transfer the Costs of Reproduction to Their Lambs. *Am. Nat.* 176, 414–423.
- Martin, J.G.A., and Festa-Bianchet, M. (2012). Determinants and consequences of age of primiparity in bighorn ewes. *Oikos* 121, 752–760.
- Maruyama, T., and Fuerst, P.A. (1985). Population bottlenecks and nonequilibrium models in population genetics. II. number o f alleles in a small population that was formed by a recent bottleneck. *Genetics* III, 675–689.
- Nei, M., Maruyama, T., and Chakraborty, R. (1975). The Bottleneck Effect and Genetic Variability in Populations. *Evolution*. 29, 1-10.
- Nussey, D.H., Coulson, T., Delorme, D., Clutton-Brock, T.H., Pemberton, J.M., Festa-Bianchet, M., and Gaillard, J.M. (2011). Patterns of body mass senescence and selective disappearance differ among three species of free-living ungulates. *Ecology* 92, 1936–1947.
- Pavlova, A., Beheregaray, L.B., Coleman, R., Gilligan, D., Harrisson, K.A., Ingram, B.A., Kearns, J., Lamb, A.M., Lintermans, M., Lyon, J., et al. (2017). Severe consequences of habitat fragmentation on genetic diversity of an endangered Australian freshwater fish: A call for assisted gene flow. *Evol. Appl.* 10, 531–550.

- Pelletier, F., and Festa-Bianchet, M. (2006). Sexual selection and social rank in bighorn rams. *Anim. Behav.* 71, 649–655.
- Pigeon, G., Festa-Bianchet, M., Coltman, D.W., and Pelletier, F. (2016). Intense selective hunting leads to artificial evolution in horn size. *Evol. Appl.* 9, 521–530.
- Pinter-Wollman, N., Isbell, L.A., and Hart, L.A. (2009a). Assessing translocation outcome: Comparing behavioral and physiological aspects of translocated and resident African elephants (*Loxodonta africana*). *Biol. Conserv.* 142, 1116–1124.
- Pinter-Wollman, N., Isbell, L. a, and Hart, L. a (2009b). The relationship between social behaviour and habitat familiarity in African elephants (*Loxodonta africana*). *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 276, 1009–1014.
- Pulliam, H.R. (1973). On the advantages of flocking. *J. Theor. Biol.* 38, 419–422.
- Rieucan, G., and Martin, J.G.A. (2008). Many eyes or many ewes: vigilance tactics in female bighorn sheep *Ovis canadensis* vary according to reproductive status. *Oikos* 117, 501–506.
- Rioux-Paquette, E., Festa-Bianchet, M., and Coltman, D.W. (2010). No inbreeding avoidance in an isolated population of bighorn sheep. *Anim. Behav.* 80, 865–871.
- Rioux-Paquette, E., Festa-Bianchet, M., and Coltman, D.W. (2011). Sex-differential effects of inbreeding on overwinter survival, birth date and mass of bighorn lambs. *J. Evol. Biol.* 24, 121–131.
- Risenhoover, K.L., Bailey, J.A., and Wakelyn, L.A. (1988). Assessing the Rocky Mountain Bighorn Sheep Management Problem. *Wildl. Soc. Bull.* 16, 346–352.
- Ruckstuhl, K.E. (1998). Foraging behaviour and sexual segregation in bighorn sheep. *Anim. Behav.* 56, 99–106.
- Ruckstuhl, K.E., Festa-Bianchet, M., and Jorgenson, J.T. (2003). Bite rates in Rocky Mountain bighorn sheep (*Ovis canadensis*): effects of season , age , sex and reproductive status. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 54, 167–173.
- Saccheri, I., Kuussaari, M., Kankare, M., Vikman, P., Fortelius, W., and Hanski, I. (1998). Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature* 392, 491–494.
- Schipper, J., Chanson, J.S., Chiozza, F., Cox, N. a, Hoffmann, M., Katariya, V., Lamoreux, J., Rodrigues, A.S.L., Stuart, S.N., Temple, H.J., et al. (2008). The Status of the World's Land and Marine Mammals: Diversity, Threat, and Knowledge. *Science.* 322, 225–230.

Scillitani, L., Sturaro, E., Menzano, A., Rossi, L., Viale, C., and Ramanzin, M. (2012). Post-release spatial and social behaviour of translocated male Alpine ibexes (*Capra ibex ibex*) in the eastern Italian Alps. *Eur. J. Wildl. Res.* 58, 461–472.

Seddon, P.J., Armstrong, D.P., and Maloney, R.F. (2007). Developing the Science of Reintroduction Biology. *Conserv. Biol.* 21, 303–312.

Shafer, A.B.A., Wolf, J.B.W., Alves, P.C., Bergström, L., Bruford, M.W., Brännström, I., Colling, G., Dalén, L., De Meester, L., Ekblom, R., et al. (2015). Genomics and the challenging translation into conservation practice. *Trends Ecol. Evol.* 30, 78–87.

Shier, D.M., and Swaisgood, R.R. (2012). Fitness Costs of Neighborhood Disruption in Translocations of a Solitary Mammal. *Conserv. Biol.* 26, 116–123.

Da Silva, A., Gaillard, J.-M., Yoccoz, N.G., Hewison, a. J.M., Galan, M., Coulson, T., Allainé, D., Vial, L., Delorme, D., Van Laere, G., et al. (2009). Heterozygosity-fitness correlations revealed by neutral and candidate gene markers in roe deer from a long-term study. *Evolution.* 63, 403–417.

Singer, F.J., Papouchis, C.M., and Symonds, K.K. (2000). Translocations as a Tool for Restoring Populations of Bighorn Sheep. *Restor. Ecol.* 8, 6–13.

Sjoasen, T. (1997). Movements and Establishment of Reintroduced European Otters *Lutra lutra*. *J. Appl. Ecol.* 34, 1070–1080.

Snijders, L., Blumstein, D.T., Stanley, C.R., and Franks, D.W. (2017). Animal Social Network Theory Can Help Wildlife Conservation. *Trends Ecol. Evol.* 32, 567–577.

Tallmon, D., Luikart, G., and Waples, R.S. (2004). The alluring simplicity and complex reality of genetic rescue. *Trends Ecol. Evol.* 19, 489–496.

Tarszisz, E., Dickman, C.R., and Munn, A.J. (2014). Physiology in conservation translocations. *Conserv. Physiol.* 2. cou054.

Toweill, D.E., and Geist, V. (1999). Return of royalty: wild sheep of North America (Missoula, Montana, USA.: Boone & Crockett Club).

Vander Wal, E., Garant, D., Festa-Bianchet, M., and Pelletier, F. (2012). Evolutionary rescue in vertebrates: evidence, applications and uncertainty. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 368, 20120090.

Vander Wal, E., Festa-Bianchet, M., Réale, D., Coltman, D.W., and Pelletier, F. (2015). Sex-based differences in the adaptive value of social behavior contrasted against morphology and environment. *Ecology* 96, 631–641.

- Vander Wal, E., Gagné-Delorme, A., Festa-Bianchet, M., and Pelletier, F. (2016). Dyadic associations and individual sociality in bighorn ewes. *Behav. Ecol.* 27, 560–566.
- Waller, D.M. (2015). Genetic rescue: a safe or risky bet? *Mol. Ecol.* 24, 2595–2597.
- Weeks, A.R., Sgro, C.M., Young, A.G., Frankham, R., Mitchell, N.J., Miller, K.A., Byrne, M., Coates, D.J., Eldridge, M.D.B., Sunnucks, P., et al. (2011). Assessing the benefits and risks of translocations in changing environments: a genetic perspective. *Evol. Appl.* 4, 709–725.
- Wey, T.W., Blumstein, D.T., Shen, W., and Jordán, F. (2008). Social network analysis of animal behaviour: a promising tool for the study of sociality. *Anim. Behav.* 75, 333–344.
- Whiteley, A.R., Fitzpatrick, S.W., Funk, W.C., and Tallmon, D.A. (2015). Genetic rescue to the rescue. *Trends Ecol. Evol.* 30, 42–49.
- Wikelski, M., and Cooke, S.J. (2006). Conservation physiology. *Trends Ecol. Evol.* 21, 38–46.
- Wolf, M.C., Griffith, B., Reed, C., and Temple, S.A. (1996). Avian and Mammalian Translocations: Update and Reanalysis of 1987 Survey Data. *Conserv. Biol.* 10, 1142–1154.
- Wright, D.J., Spurgin, L.G., Collar, N.J., Komdeur, J., Burke, T., and Richardson, D.S. (2014). The impact of translocations on neutral and functional genetic diversity within and among populations of the Seychelles warbler. *Mol. Ecol.* 23, 2165–2177.

